

Различные аспекты биологии микоризы растений с автотрофным, миксотрофным и гетеротрофным способом питания



Воронина Е.Ю.
Москва, МГУ

Микоризные симбиозы

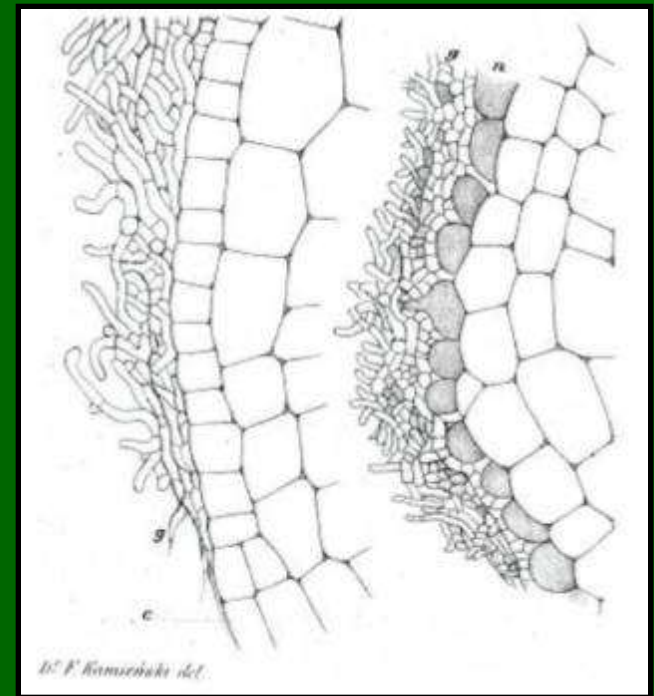
Микориза – эволюционно сложившийся структурно оформленный симбиоз, необходимый для одного или обоих партнеров, между грибом (приспособленным к жизни в почве и внутри растения) и корнем (или иным контактирующим с субстратом и осуществляющим транспорт веществ органом) живого растения. Микоризы развиваются в специализированных органах растений, где тесный контакт между симбионтами является результатом синхронного развития гриба и растения. Микоризные симбиозы представляют собой континуум от мутуалистических до паразитических взаимоотношений, и положение в нем определяется видовой принадлежностью симбионтов, факторами окружающей среды и возрастной стадией симбиоза

История исследования микориз



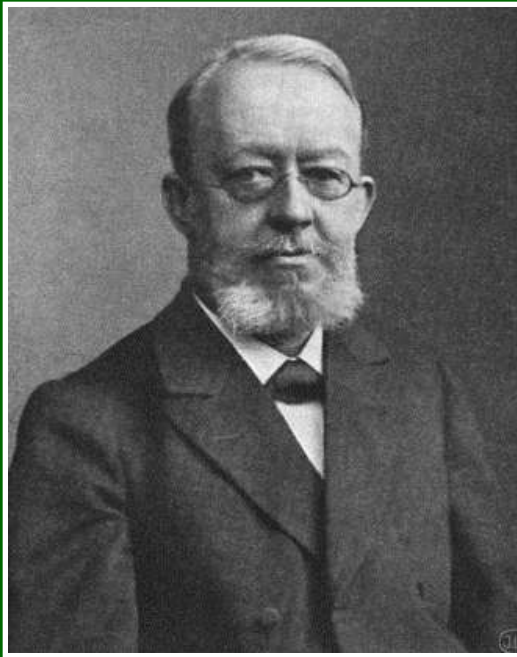
**Каменский
Франц Михайлович
(1851–1913)**

**1881 – Die Vegetationsorgane der
Monotropa hypopitys L. (Botanische Zeitung)**
**1886 – О симбиотическом соединении
мицелия грибов с корнями высших
растений
(Тр. СПб об-ва естествоиспытателей)**



Monotropa hypopitys

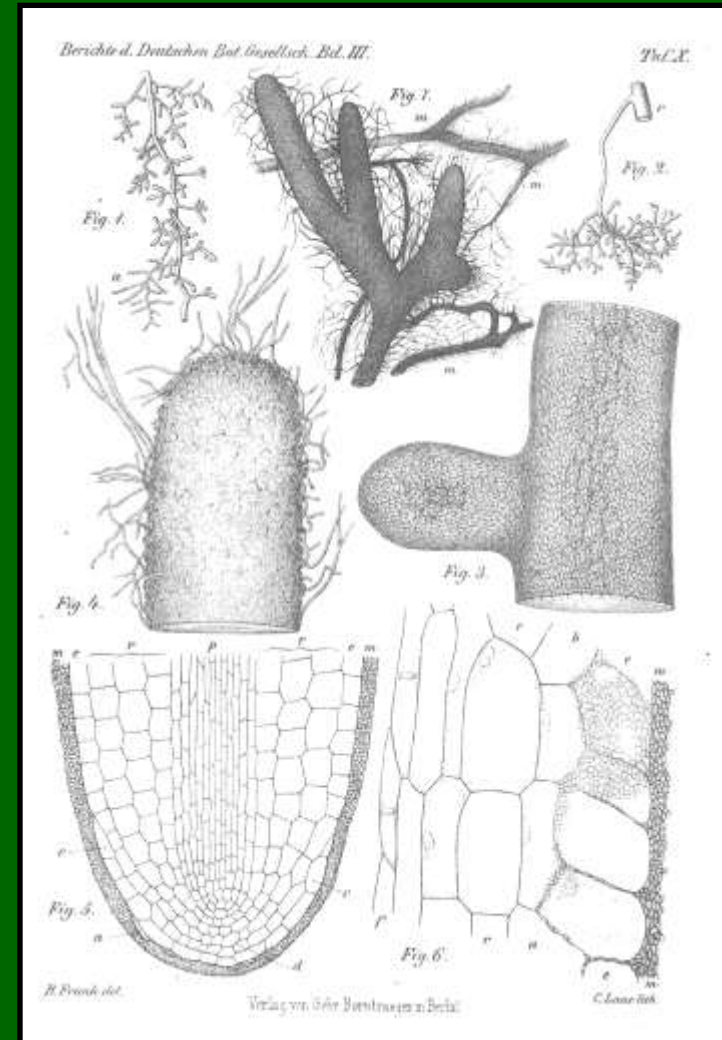
История исследования микориз



Франк Альберт
Бернард
(1839–1900)

1885 - А.Б. Франком
введен термин «микориза»

1885 – Neue
Mittheilungen über die
Mykorrhiza der Bäume
u. der *Monotropa*
Hypopitys
1885 - Ueber die auf
Wurzelsymbiose
beruhende Ernährung
gewisser Bäume durch
unterirdische Pilze



Распространенность микориз среди групп растений



Типы микориз у Покрытосеменных
(по Trappe, 1987)

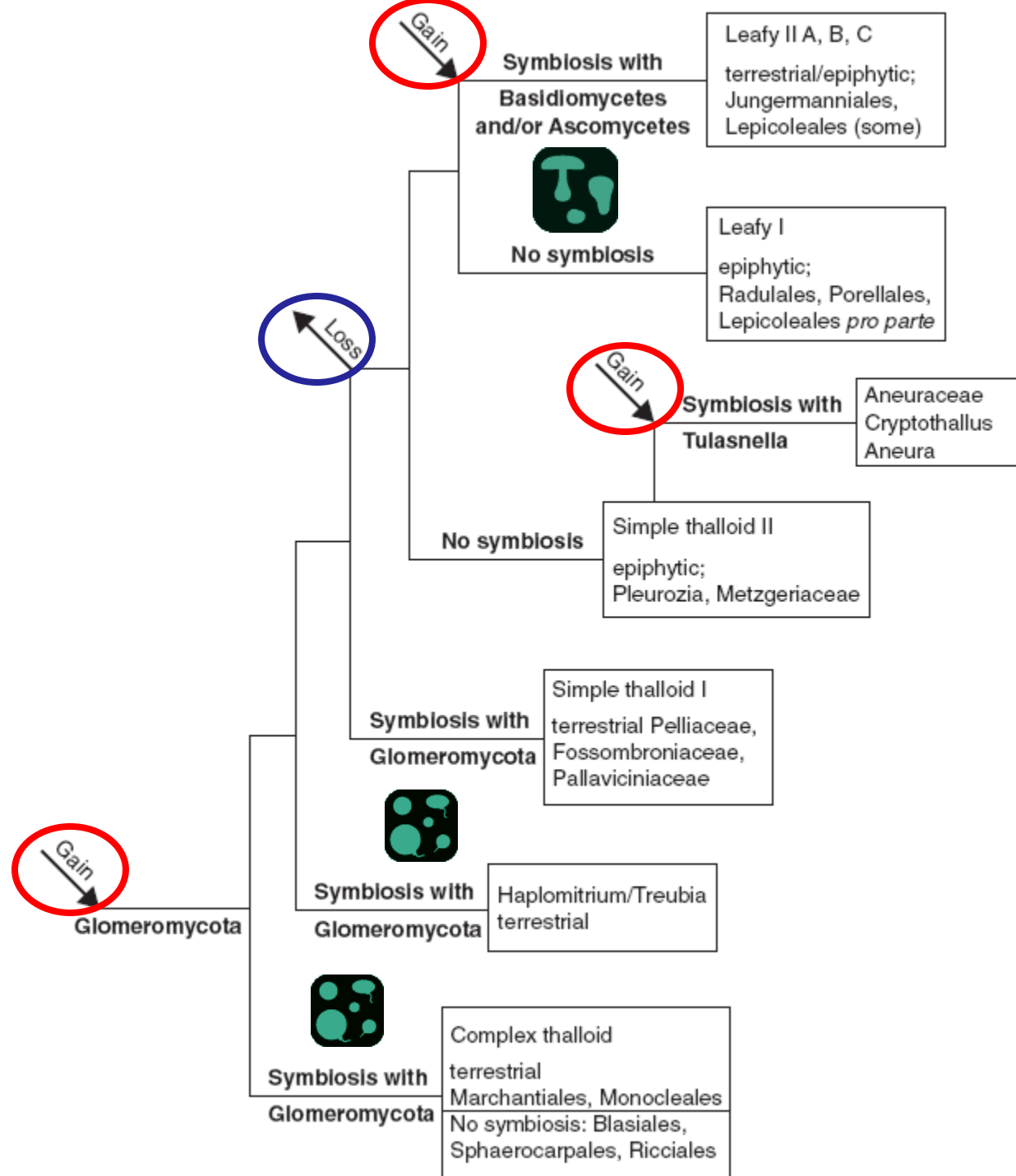
- **82%** наземных растений принимает участие в микоризных симбиозах
- Различные формы микориз присутствуют у представителей почти **400 семейств** и более **1000 родов** высших растений
- Среди Покрытосеменных микотрофны **75%** Однодольных и **80-90%** Двудольных

Распространенность микориз среди групп растений

| Группа | Изученные виды | Облигатно микоризные (%) | Факульт. микоризные (%) | НМ (%) |
|--------------|----------------|--------------------------|-------------------------|-----------|
| Мхи | 143 | 42 | 4 | 54 |
| Споровые | 426 | 43 | 9 | 47 |
| Голосеменные | 84 | 99 | 1 | 0 |
| Цветковые | 2964 | 72 | 3 | 14 |
| ВСЕГО | 3617 | 68 | 12 | 20 |

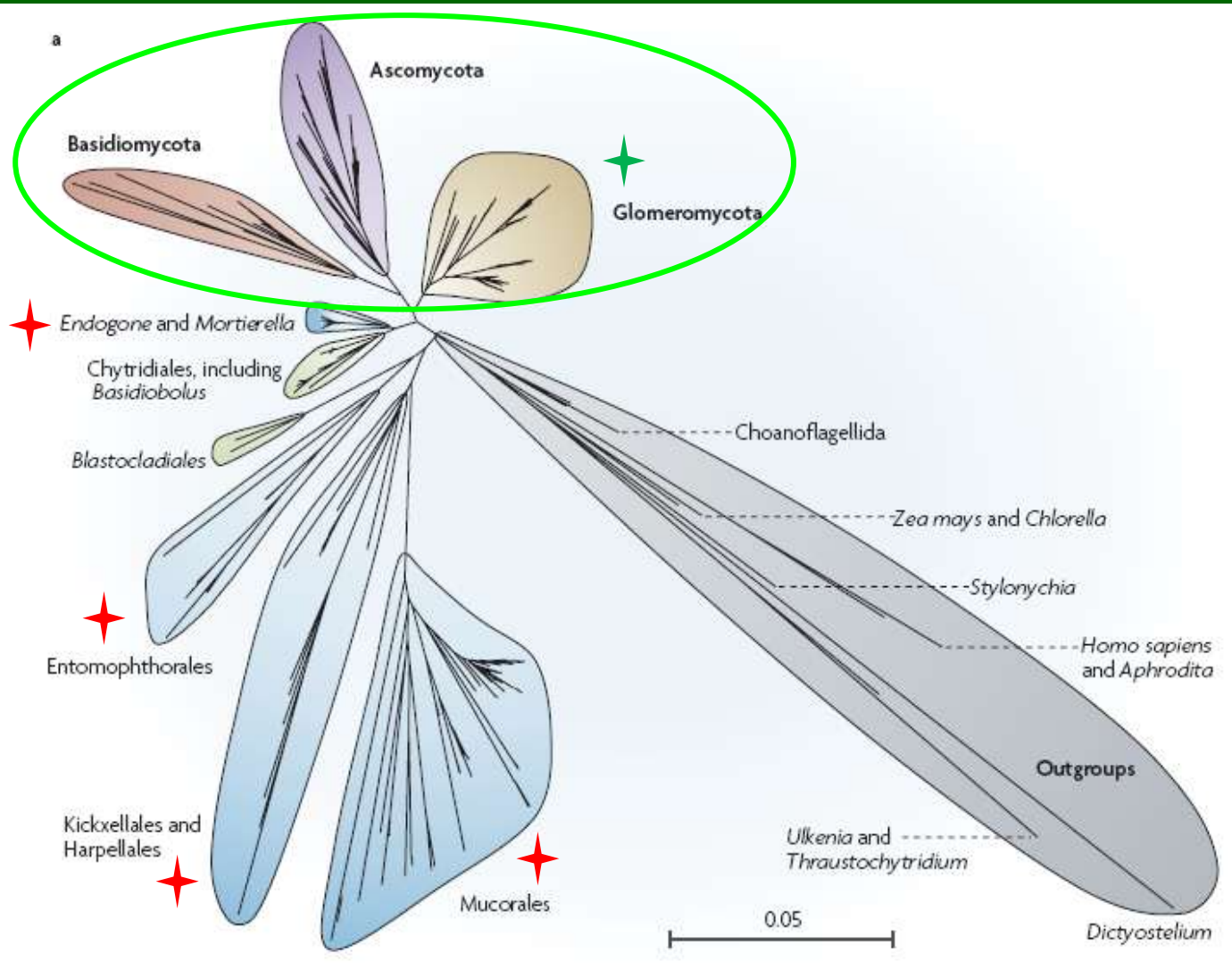
(no Wang, Qiu, 2006)

Микоризы
печеночных мхов:
исходные группы
имеют
микоризный
статус

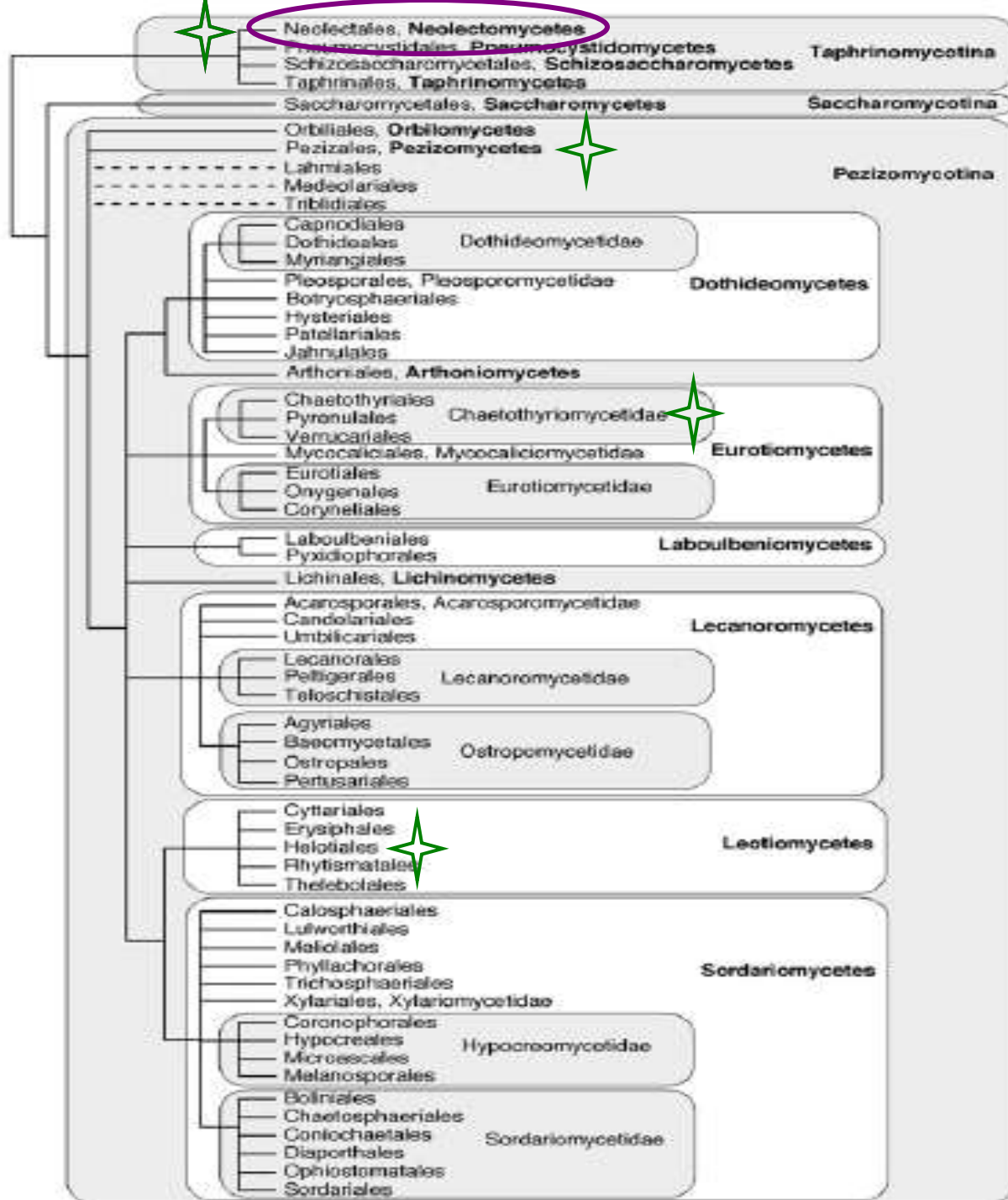


(Kottke, Nebel, 2005)

Положение микоризных грибов в системе



Отделы
Glomeromycota
Ascomycota
Basidiomycota



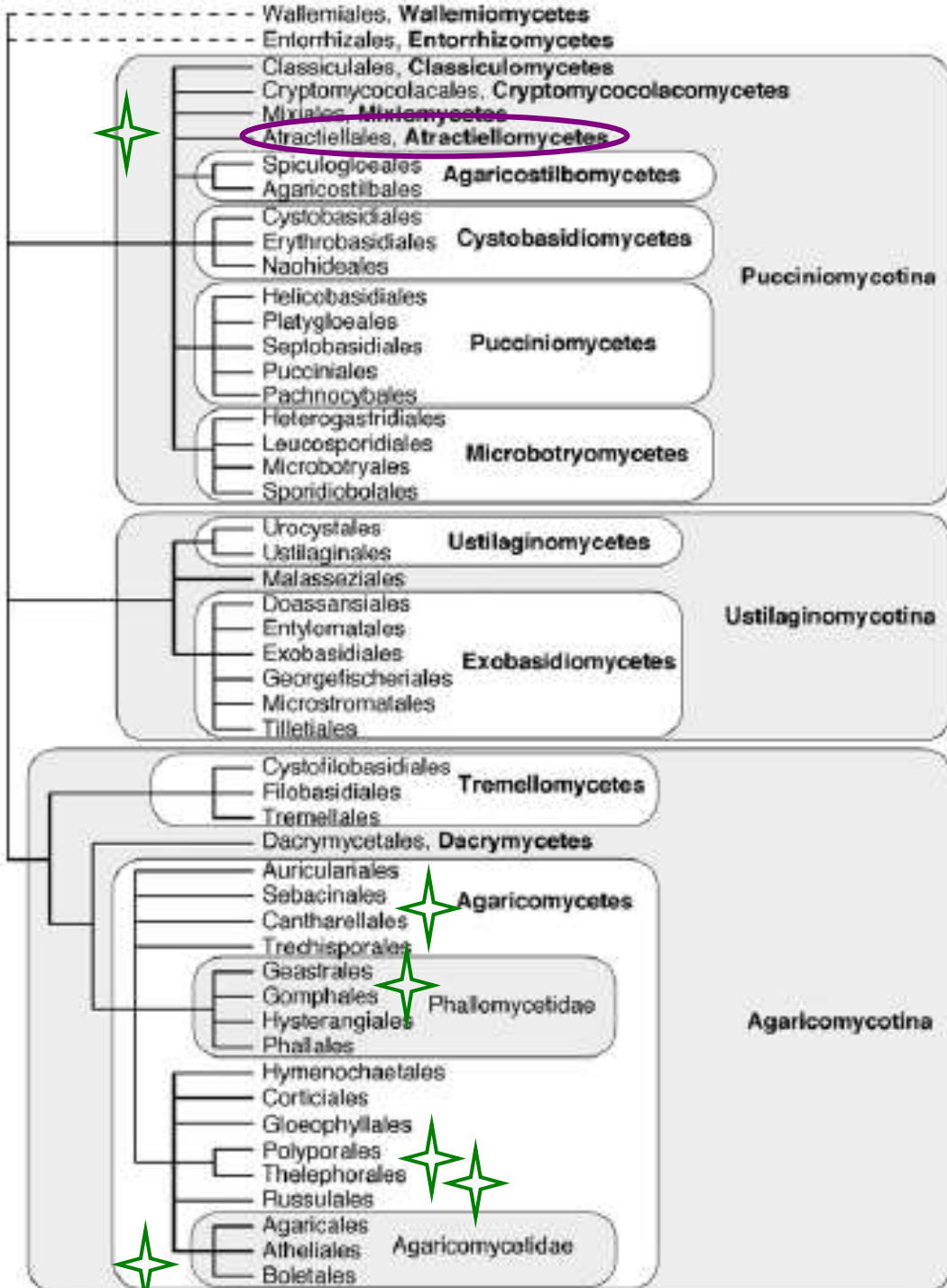
Отдел Ascomycota



Neolecta vitellina

(no Hibbett et al.,
2007)

Отдел Basidiomycota



(no Hibbett et
al., 2007)

Безмикоризные растения

Корневая система устойчива к проникновению микоризных грибов и в норме не колонизируется

Возможные причины:

- Короткий цикл развития растения
- Биохимические факторы
- Водные и переувлажненные местообитания (?)
- Сильно засоленные местообитания (?)
- Экстремальные или сильно нарушенные местообитания
- Состояние и качество почвы (агроценозы)



Pistia (сем. Araceae)



Alisma
(сем. Alismataceae)

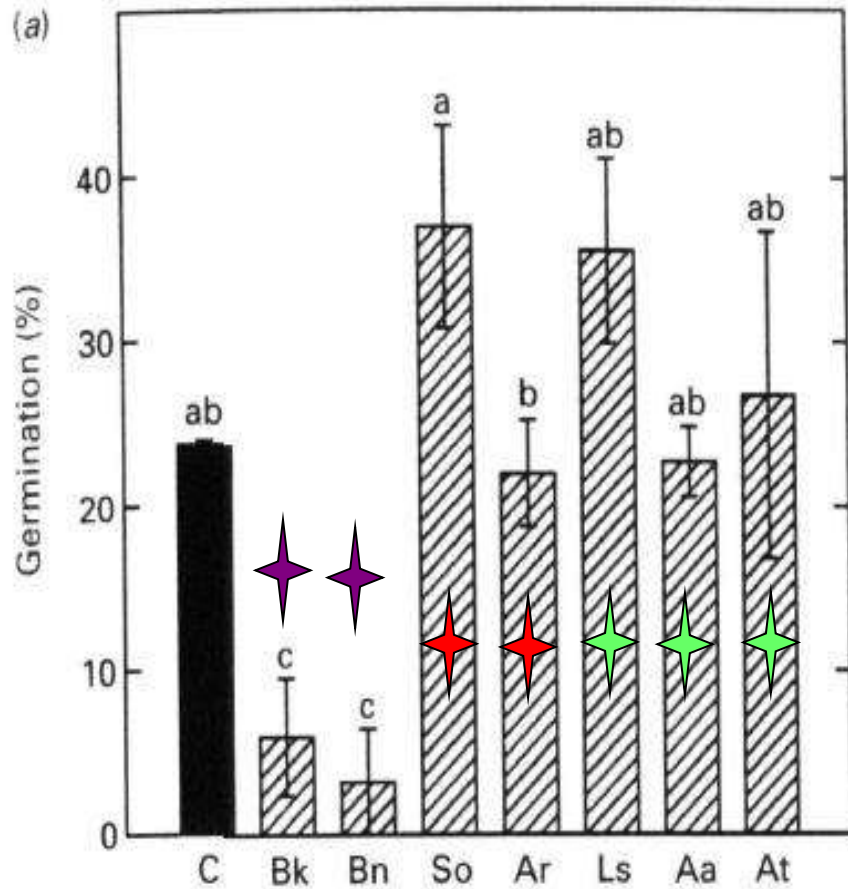


Littorella uniflora
(сем. Plantaginaceae)

Безмикоризные растения

- **Brassicaceae** – преимущественно безмикоризные растения, ингибирующие прорастание спор микоризных грибов и препятствующие микоризации находящихся поблизости растений других видов
- *Brassica kaber*, *B. nigra*, *Alliaria petiolata*: **глюкозинолаты** (глюкозиды горчичных масел), нетоксичные сами по себе, но под действием **мирогиназы** превращающиеся в токсичные **изотиоцианаты**
- Действие изотиоцианатов может быть **непрямым**: в ризосфере они могут влиять на микроорганизмы или нарушать действие сигнальных систем при установлении симбиоза

Безмикоризные растения



Влияние живых корней 7 видов растений на прорастание спор *Glomus intraradices*

C, контроль;

BK, *Brassica kaber*; Bn, *Brassica nigra*;

So, *Spinacea oleracea*; Ar, *Amaranthus retroflexus* (HM);

Ls, *Lactuca sativa*; Aa, *Ambrosia artemisiifolia*; At, *Abutilon theophrasti* (AM)

(Schreiner, Koide, 1993)

Безмикоризные растения

Компенсаторные механизмы:

Приспособления корневой системы

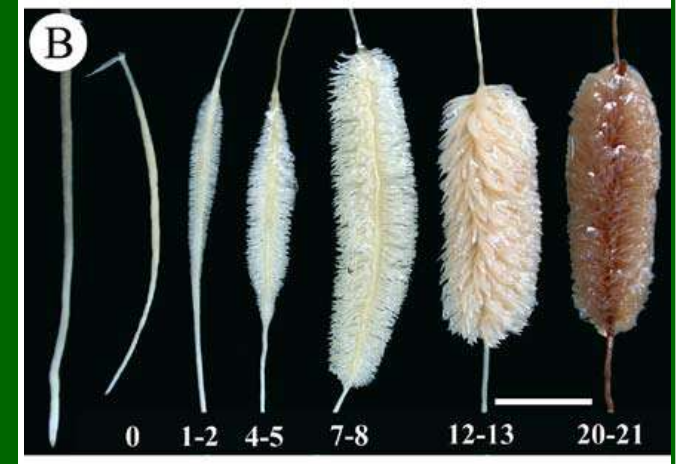
Гипертрофия корневых волосков

«Кластерные корни»

«Связующие корни»



Schoenus (сем. Cyperaceae)



Hakea (сем. Proteaceae)

Безмикоризные растения

Компенсаторные механизмы:

Альтернативные источники питания

Паразитические растения

Насекомоядные растения

сем. Bromeliaceae

Drosera

(сем. Droseraceae)



Lathraea squamaria

(сем. Scrophulariaceae)



Bromelia

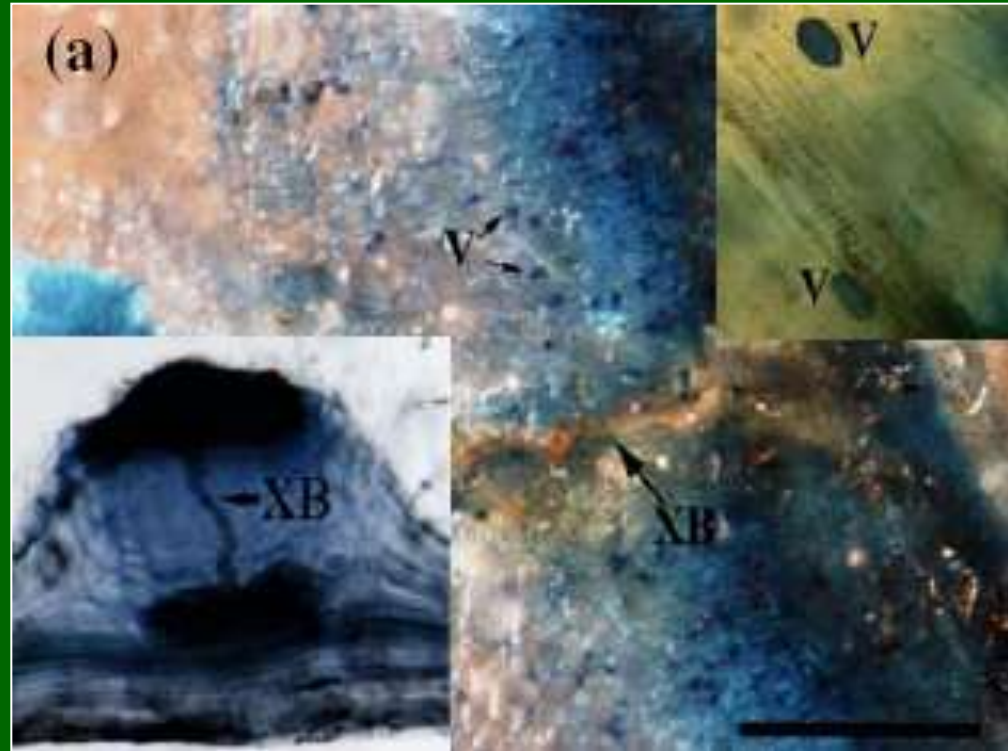
(сем. Bromeliaceae)

Полупаразиты: безмикоризные растения?



Pedicularis lutescens

19 из 29 видов оказались одновременно паразитами и микоризообразователями



Сосуществование гаустории и микоризных структур в одном корне *Pedicularis*

(Li, Guan, 2008)

Типы микориз (по Brundrett, 2004)

арбускулярная

эктомикориза

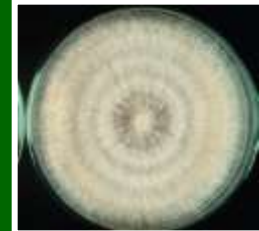
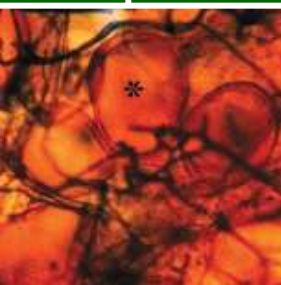
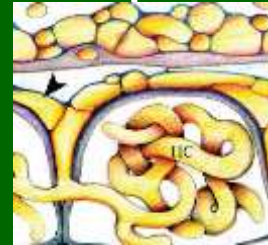
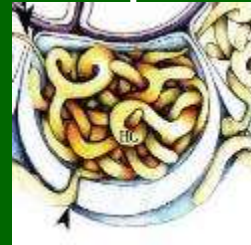
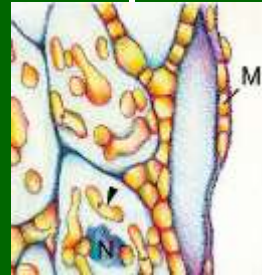
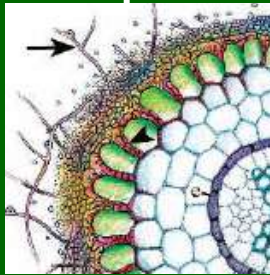
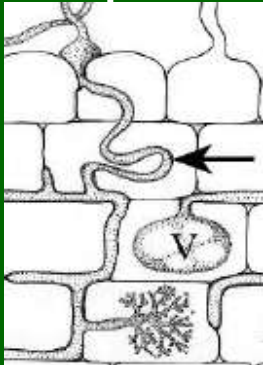
эктэндомикориза

эрикоидная

арбустоидная

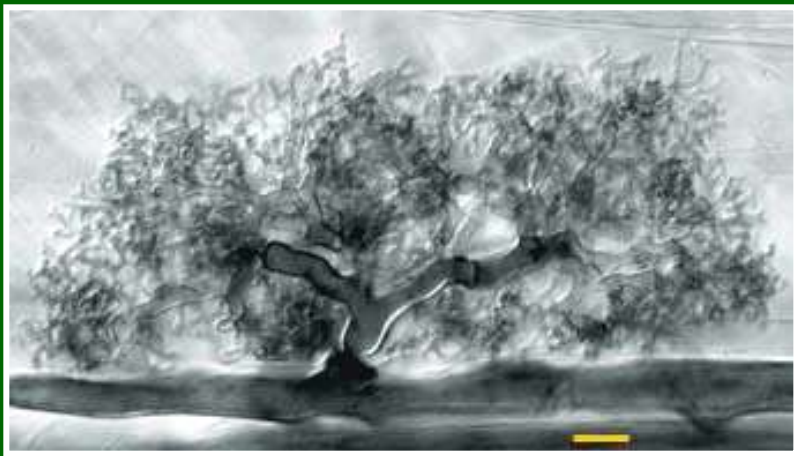
монотропная

орхидная

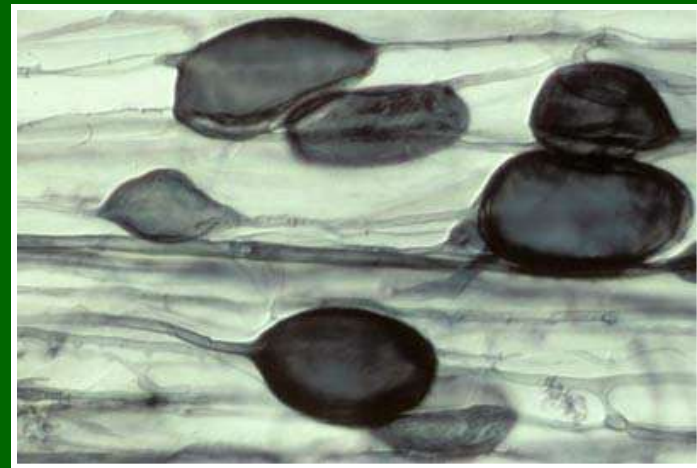


Арбускулярная микориза (АМ)

- **Образуют:** свыше **200 видов грибов** (4 порядка из отд. Glomeromycota = Symbiomycota) и около **300 тыс. видов растений**, преимущественно травянистых, из **1000** родов.



• арбускула



• везикулы

- **Арбускулы** – основная зона контакта симбионтов, находятся апопластно в живой растительной клетке.
- **Везикулы** – запасующие структуры – тонкостенные, вздутые, часто наполненные липидами, межклеточные или внутриклеточные.

Отдел Glomeromycota: арбускулярная микориза (АМ)

- Представители с **несептированным мицелием и множеством ядер** неизвестной ploидности и статуса
- Гломусовые грибы – **облигатные симбиотрофы**, поддержание их в чистой культуре невозможно
- **Споры способны к многократному прорастанию** и покою в случае отсутствия подходящего партнера
- **? Возможная причина облигатной симбиотрофии** – особенности липидного метаболизма. В пресимбиотической фазе грибы неспособны к синтезу липидов, являющихся основным запасным веществом и органической «валютой» их мицелия

Генетическая организация АМ грибов

- На одну спору приходится **800-3500** ядер, предполагаемо гаплоидных
- Размер генома мал 16,54 Мб (0,017 пг) - *G. intraradices*, но может достигать 1058,4 Мб (1,1 пг) у *S. pellucida*
- Полиплоидия маловероятна, скорее происходит накопление повторяющихся последовательностей
- Внутри клеток имеются эндосимбионты



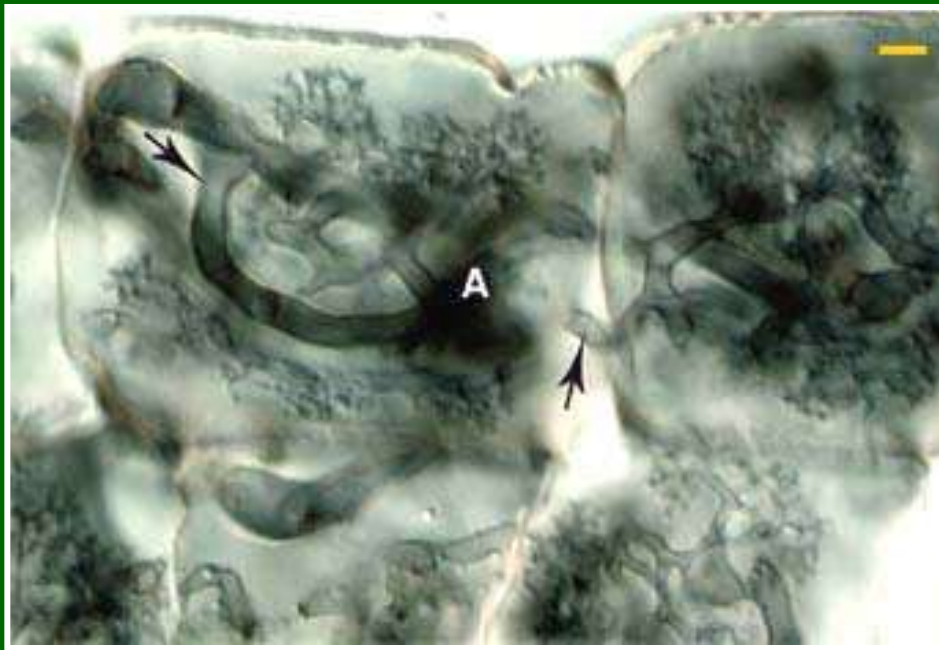
Glomus intraradices



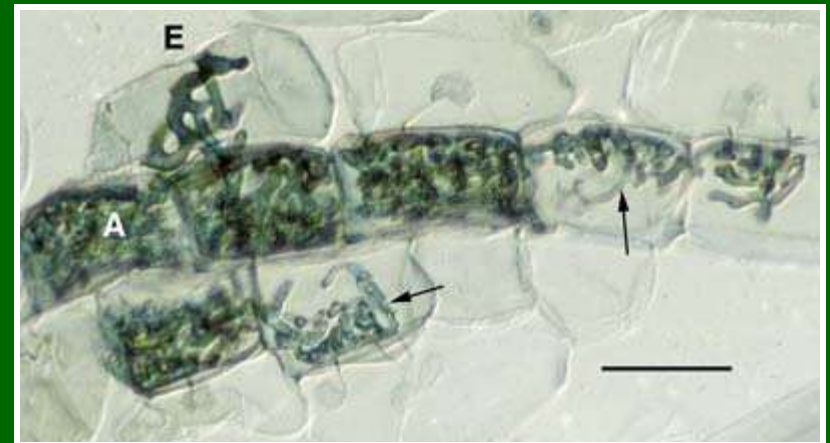
Scutellospora erythropha

Морфологические типы АМ

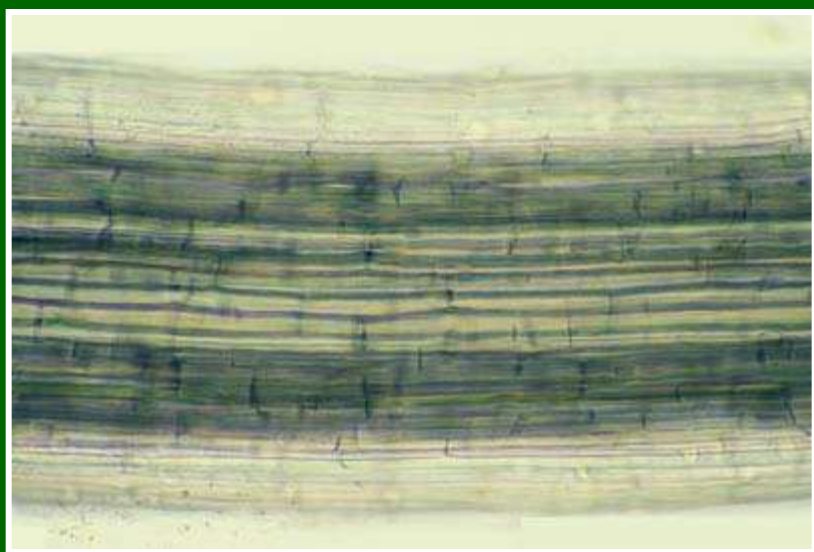
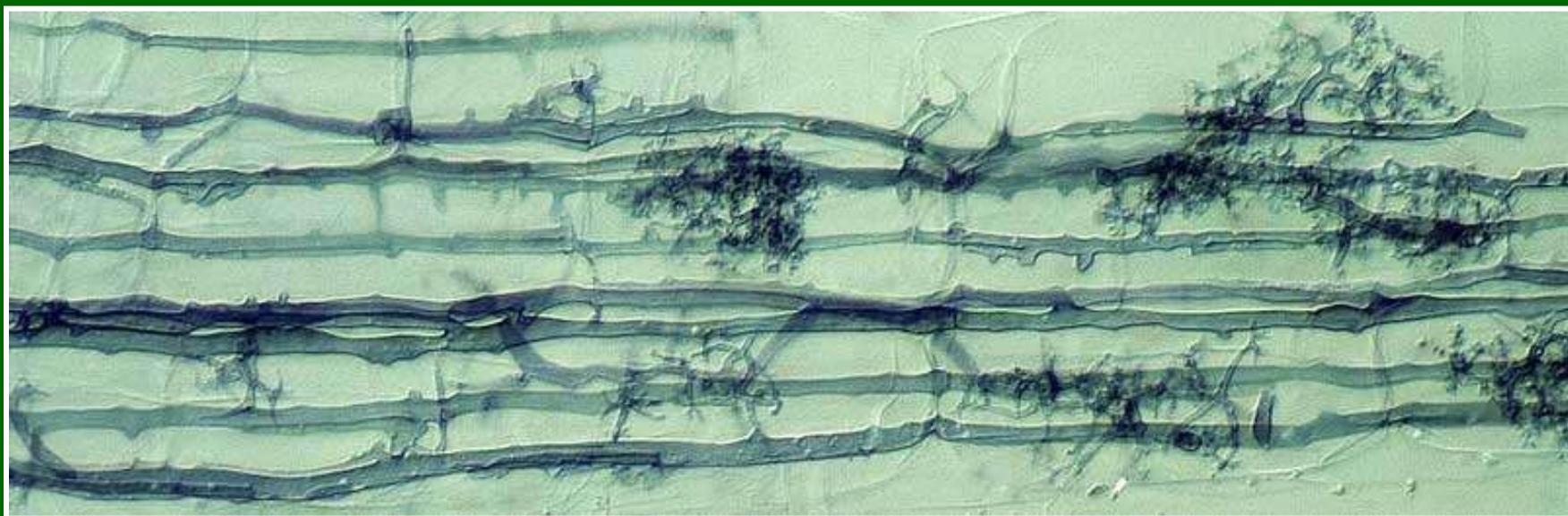
- Выделяют два морфологических типа АМ (*Gallaud, 1905*): **Arum** и **Paris**-тип (по названию растения-хозяина).
- Раньше полагали, что разница между этими типами находится под генетическим контролем растения-хозяина.
- В настоящее время установлено, что они образуют между собой непрерывный ряд с переходными формами



- **Paris** –тип («спиральная АМ»): гифы АМ гриба образуют клубки внутри клеток, т.к. у растения нет продольных воздушных каналов.



• **Arum**-тип («линейная АМ»): гифы распространяются в коре, продвигаясь вдоль между клетками растения-хозяина. Это возможно благодаря росту гиф по продольным воздухоносным каналам .



Воздушные каналы (стрелки) в корне лука (*Allium porrum*) для сравнения с микоризным корнем того же растения. Каналы непрерывны вдоль всего корня.

Эктомикориза

- **Образуют:** около **5-6 тыс. видов растений**, почти исключительно древесных или кустарников из Голосеменных (сем. Pinaceae, Cupressaceae) и Покрытосеменных (**18 семейств**, из которых важнейшие Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae, Tiliaceae).
- Среди **травянистых растений** ЭМ указана для *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) и *Polygonum viviparum* (Polygonaceae), а также видов рода *Carex* с *Cortinarius cinnamomeus*.
- Преобладают в лесах умеренной зоны с выраженной сезонностью и высоким содержанием органики в почвах.



Эктомикориза

- около **6 тыс. видов грибов**: преимущественно отд. Basidiomycota (Агарикоидные и Гастероидные – сем. Amanitaceae, Hygrophoraceae, Tricholomataceae, Cortinariaceae, Boletaceae, Russulaceae, Pisolithaceae, Sclerodermataceae),
реже представители отд. Ascomycota - сем. Geoglossaceae, Helvellaceae, Pezizaceae, Elaphomycetaceae, Tuberaceae.
- Около 40% всех макромицетов образуют микоризы.

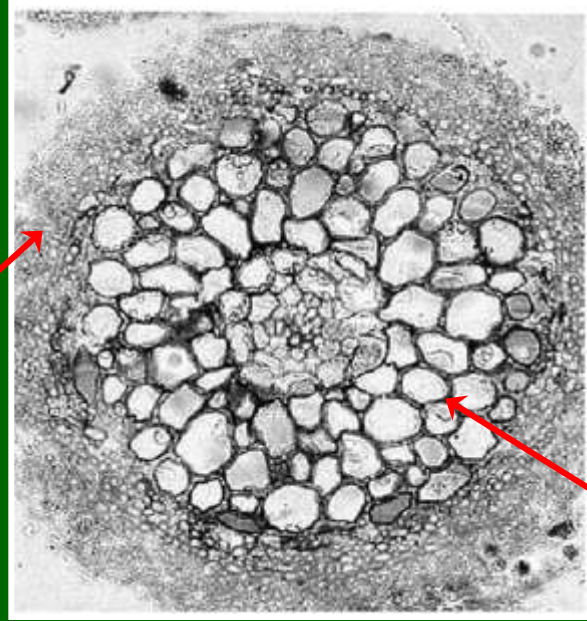


Amanita



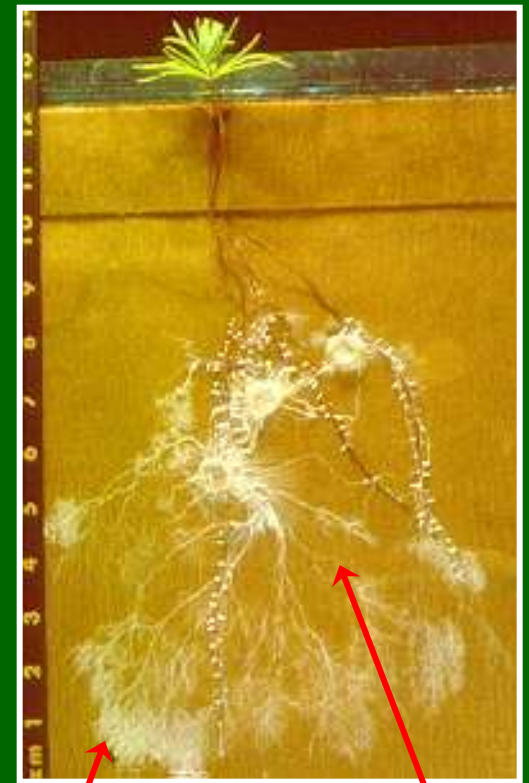
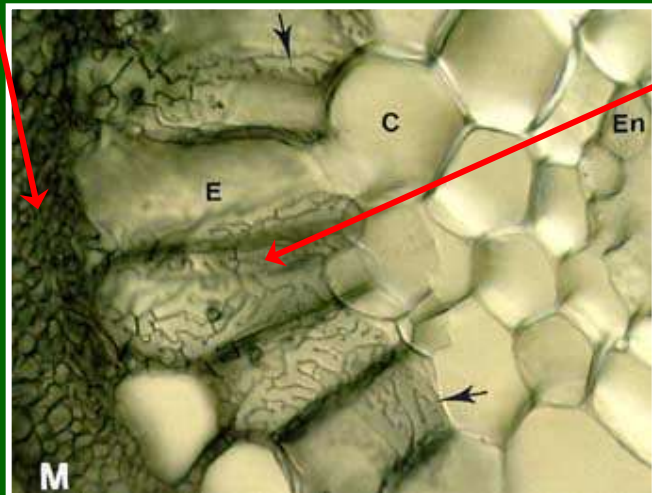
Pisolithus

Эктомикориза



чехол

сеть Гартига



свободный
мицелий

Внутриклеточных структур
в норме не образуется

Специфичность ЭМ симбиозов

- Встречаются как случаи генерализма, так и узкой специфичности симбионтов
- Одна особь растения, как правило, связана с несколькими симбионтами, принадлежащими к разным видам



Rhizopogon

(Только Pinaceae)



Suillus



Alrova

(Только Alnus)

Специфичность ЭМ симбиозов



- *Cenococcium geophilum* формирует так называемую «черную микоризу» более чем со **130 видами** деревьев и кустарников в лесных сообществах северного полушария
- Выяснено, что это - комплексный вид (*Douhan et al., 2007*)



Pisolithus

Cairney JWG 2002 *Pisolithus* – death of the pan-global super fungus. *New Phytologist* **153** 2, 199–201.

Pisolithus tinctorius = **11** ВИДОВ



Эрикоидная микориза

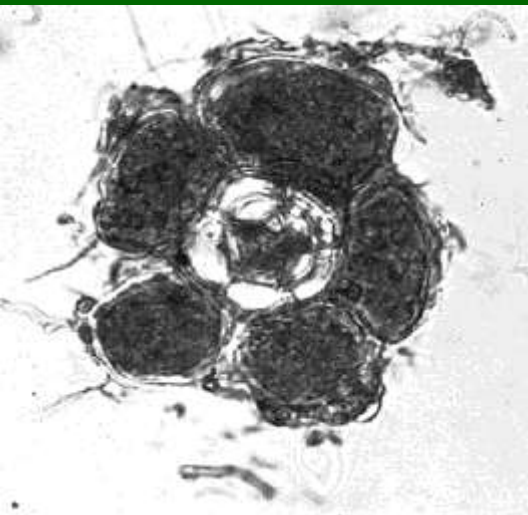
Образуют: представители пор. Ericales (сем. Ericaceae в Северном полушарии и бывшего сем. Ericoidaceae в Южном). В целом для порядка характерно **3 типа** микориз.

- Вересковые доминируют в болотных ценозах, на почвах с очень низким содержанием азота и под пологом бореального леса.
- Все их местообитания характеризуются олиготрофными почвами с низкими значениями рН и наличием ряда факторов, вызывающих стресс растений (большое количество металлов в почве, сильно пониженная или повышенная влажность, повышенные или пониженные температуры и др.).

Эрикоидная микориза

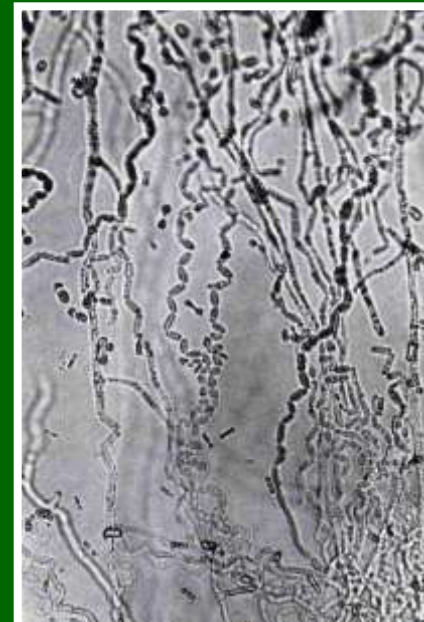
Микобионты: аскомицеты из пор. **Helotiales** (*Rhizoscyphus* (*Hymenoscyphus*) *ericae* и его анаморфа *Scytalidium vaccinii*), **Onygenales** (*Muxotrichum setosum*, *Gymnascella dancaliensis* и их анаморфы из рода *Oidiodendron* (*O. griseum*, *O. majus*), *Pseudogymnoascus roseus* с анаморфой *Geomyces*), **Нурocreales** – только анаморфа *Acremonium strictum*
Всего около **130 видов** микобионтов.

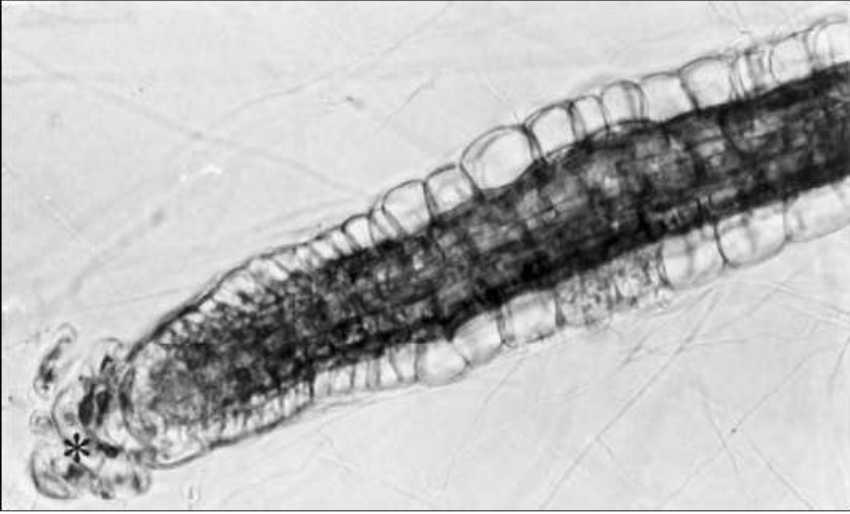
Hymenoscyphus ericae и его анаморфа формируют микоризу с **25 родами** (*Calluna*, *Erica*, *Vaccinium*) и **2 тыс.** видов деревьев и кустарников сем. *Ericaceae* в северном полушарии.



Calluna

зигзагообразные
гифы

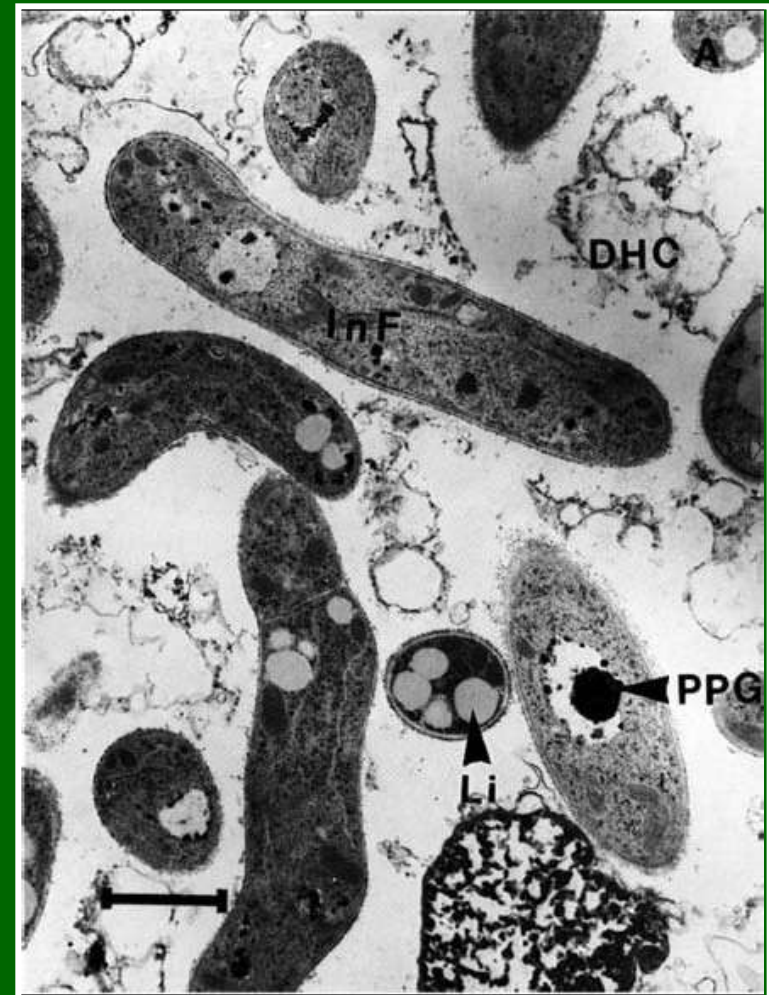




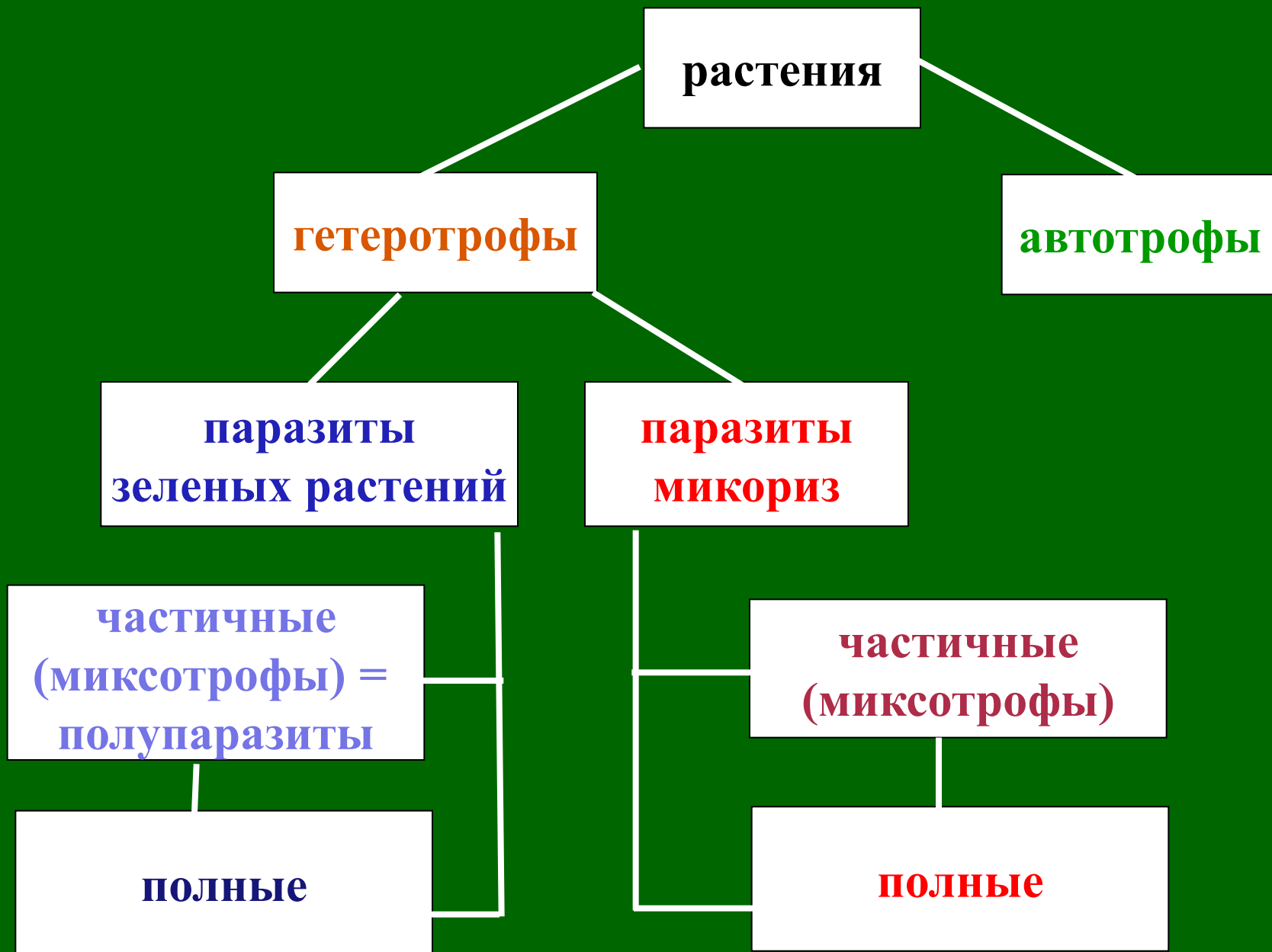
Колонизация волосковидного
корня микобионтом (* - точка
входа)

Поздняя стадия разрушения ЭрМ
в корнях *Rhododendron ponticum*.

Цитоплазма растения (DHC)
почти полностью разрушена, в то
время как гифы
(InF) очевидно жизнеспособны
(no Duddridge, Read, 1982b).



Частичная и полная микогетеротрофия растений



Частичная и полная микогетеротрофия растений

Mycologist, Volume 19, Part 3 August 2005. ©The British Mycological Society Printed in the United Kingdom.
DOI: 10.1017/S0269915X05003046

Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi
in myco-heterotrophs and **debunking** the 'saprophytic'
plant myth

JONATHAN R. LEAKE

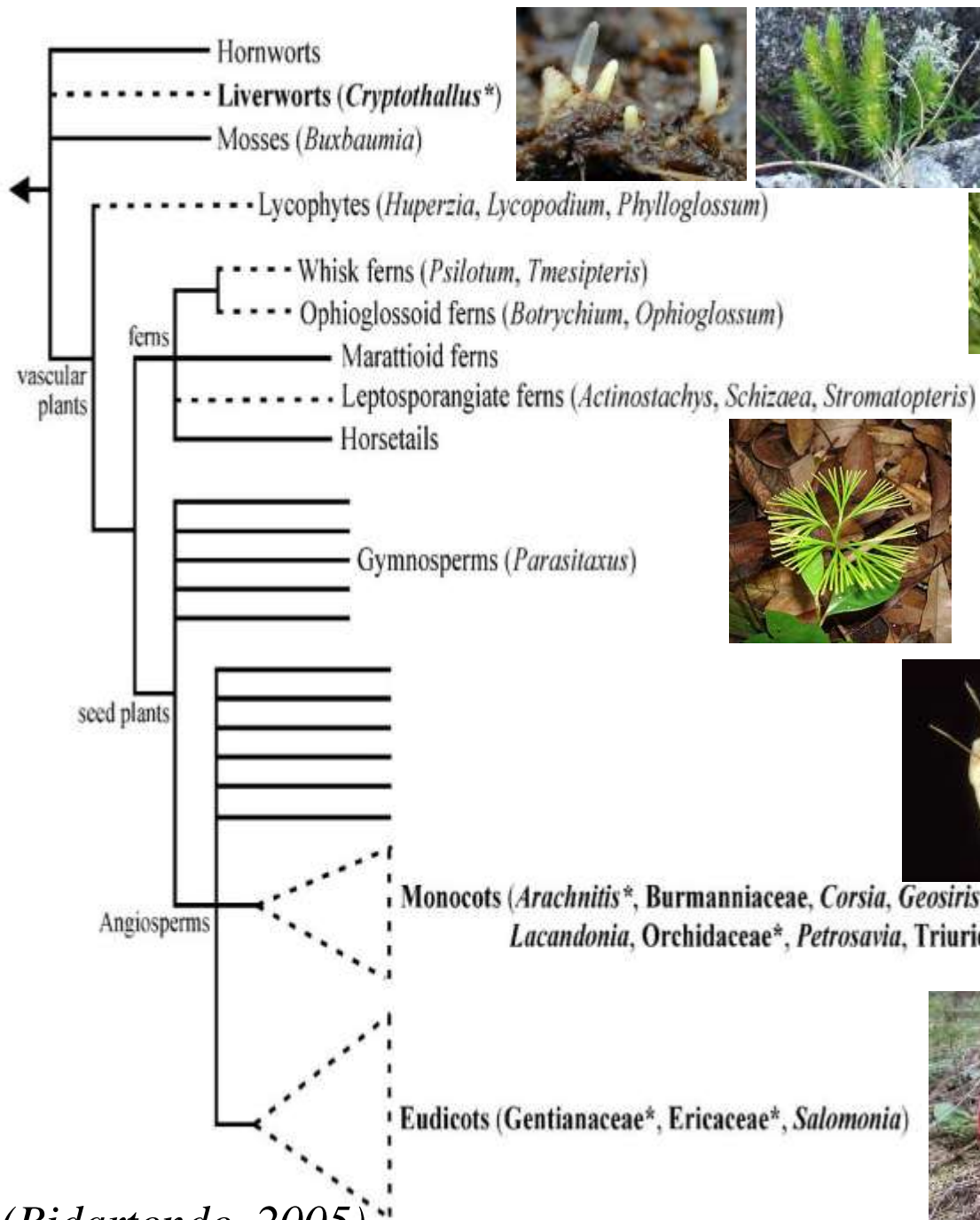


Monotropastrum

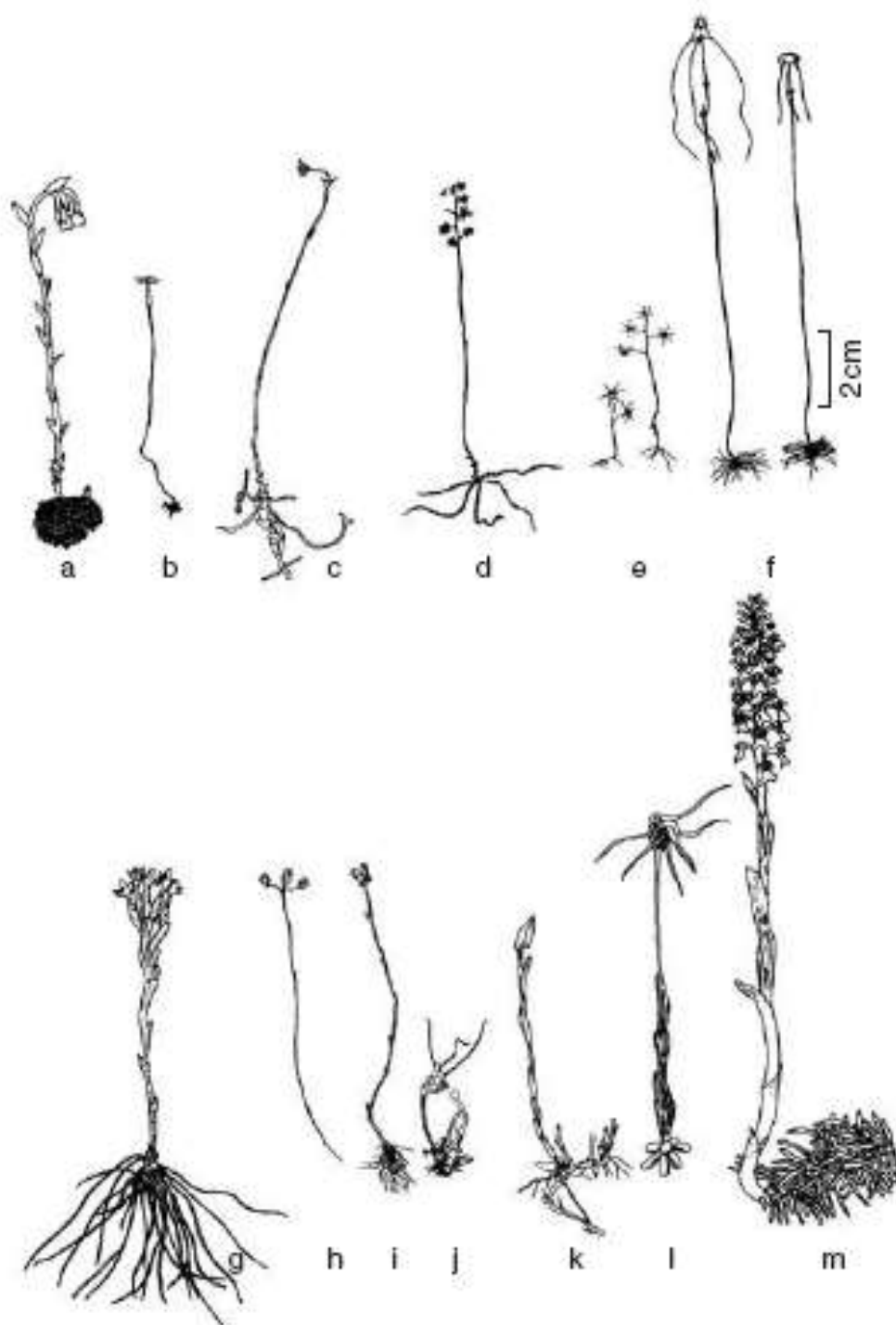
Voyria



Линии растений, в которых развивалась микогетеротрофия



(Bidartondo, 2005)



Представители основных групп микогетеротрофных цветковых растений:

- (a) Monotropoideae: *Monotropa uniflora*;
- (b) Gentianaceae: *Voyria chionia*;
- (c) Petrosaviaceae: *Petrosavia*;
- (d) Triuridaceae: *Sciaphila albescens*;
- (e) *Peltophyllum lutea*;
- (f) *Triuris alata*;
- (g) Burmanniaceae: *Campylosiphon purpurascens*;
- (h) *Burmannia tenella*;
- (i) *Gymnosiphon brachycephalus*;
- (j) *Thismia saulensis*;
- (k) Corsiaceae: *Corsia ornata*;
- (l) *Arachnites uniflora*;
- (m) Orchidaceae: *Neottia nidus-avis*.

(Leake, 1994)

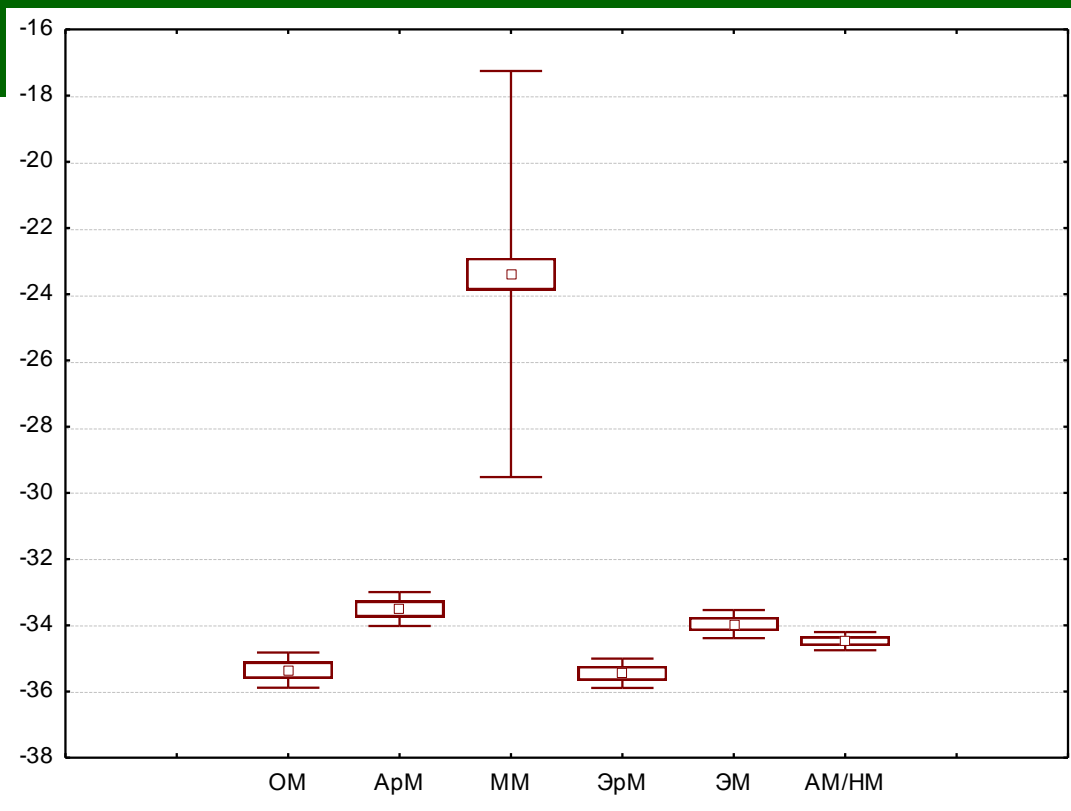
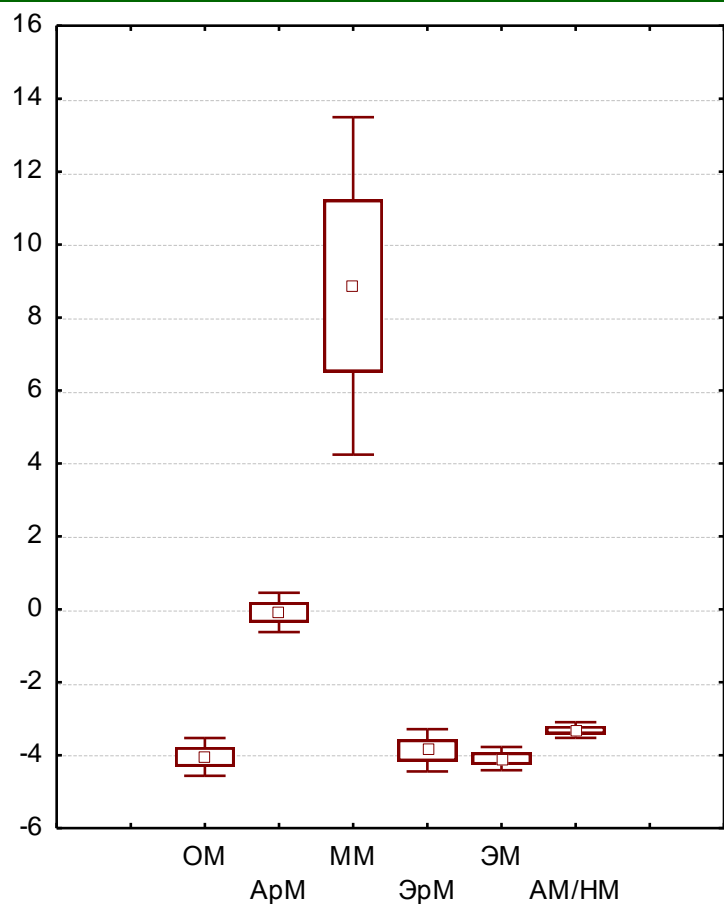
• Модель развития микогетеротрофного растения



Отделы Ascomycota и Basidiomycota: микоризы частично и полностью микогетеротрофных растений

Распределение $\delta^{13}\text{C}$

Распределение $\delta^{15}\text{N}$



- Среднее
- ▭ Среднее ± ошибка среднего
- ┆ Среднее ± стандартная ошибка

Эпипаразитизм на арбускулярной микоризе

•Чаще объектом эпипаразитизма является ЭМ, но существуют и микогетеротрофы на АМ: образуются тройственные симбиозы с участием гломусового гриба, АМ растения и бесхлорофилльного растения-эпипаразита.



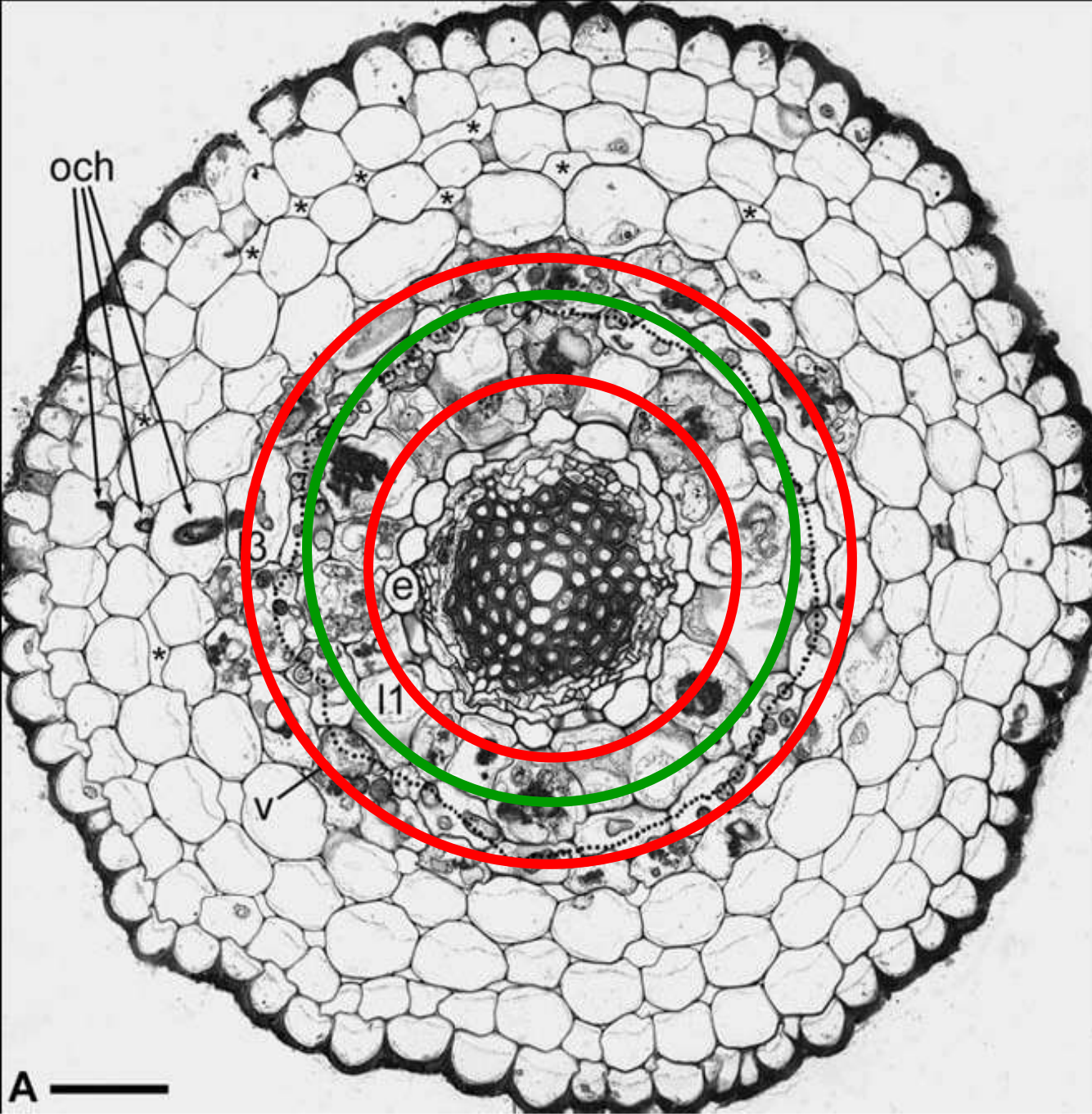
Triuris
(сем. Triuridaceae)



Voyria
(сем. Gentianaceae)



Epirixanthes
(сем. Polygalaceae)



Срез корня *E. rariana* с переваренными гифами в слое 1 (11) и слое 3 (13), но в слое 2 (пунктир) гифы целые. Och - гифы в наружной коре, * - межклетники наружной коры, v - везикула; e - эндодерма. Деление = 50 μ m.

Микоризы микогетеротрофных растений

Моотропоидная микориза

Тип микоризы, состоящий из 3 компонентов:



- Зеленое древесное растение
- Гриб, образующий с ним эктомикоризу
- Бесхлорофилльное растение из сем Monotropaceae, паразитирующее непосредственно на грибе и опосредованно – на растении
(эпипаразитизм на эктомикоризе)

• *Sarcodes*



• *Hemitomes*



• *Pterospora*



• *Monotropa*

• Орхидная микориза

• **Образуют** около 35 тыс. видов сем. Orchidaceae (все микогетеротрофны на ранних стадиях развития, а около 200 видов – на протяжении всей жизни). По степени обеспеченности органическими веществами выделяют 3 линии:

• 1. Фотосинтезирующие зеленые растения открытых местообитаний



• *Cypripedium*



• *Goodyera repens*



• *Encyclia tampensis*

• 2. Зеленые орхидеи затененных местообитаний (эпифиты в кронах, наземные под пологом леса).

- 3. Абсолютно бесхлорофилльные микогетеротрофы
- (около 200 видов)



•*Gastrodia elata*



•*Galeola lindleyana*



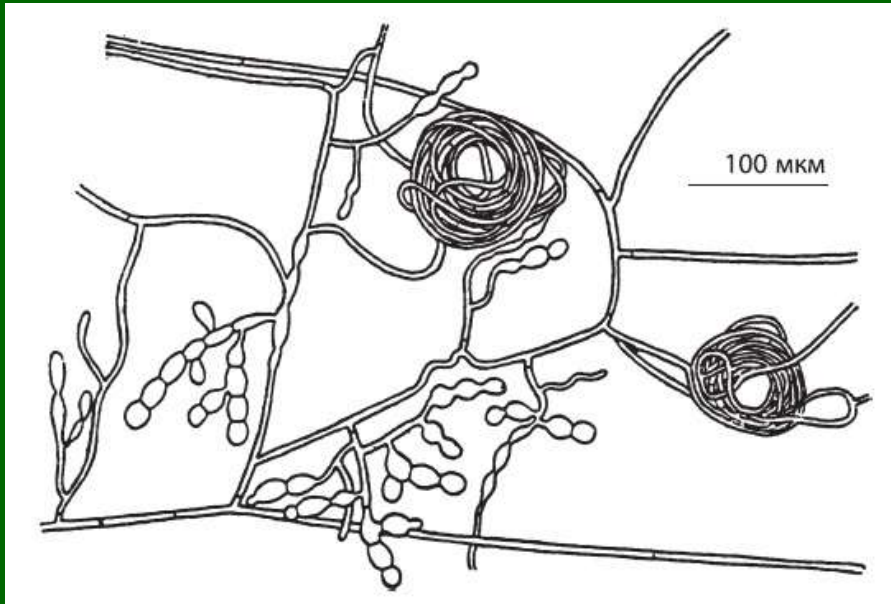
•*Neottia nidus-avis*

Орхидная микориза

- **Микобионты:** преимущественно отд. Basidiomycota:
 - телеоморфы комплексного таксона *Rhizoctonia* и ряд агариикоидных и афиллофороидных представителей (виды родов *Armillaria*, *Hymenochaete*, *Thelephora*, *Tylospora*, *Piloderma*, *Sebacina*, *Tremellodon*) являющихся сапротрофами, ЭМ грибами или паразитами растений
 - иногда аскомицеты.
-
- Трофическая принадлежность большинства симбиотических видов рода *Rhizoctonia* неизвестна.



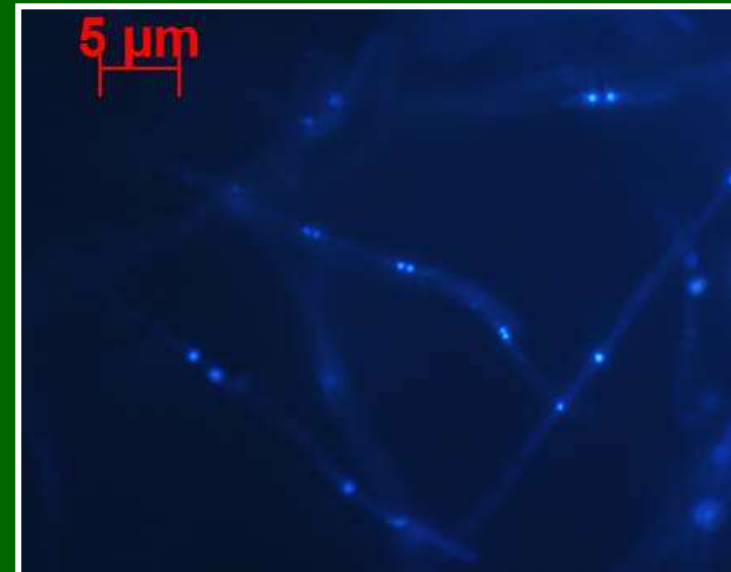
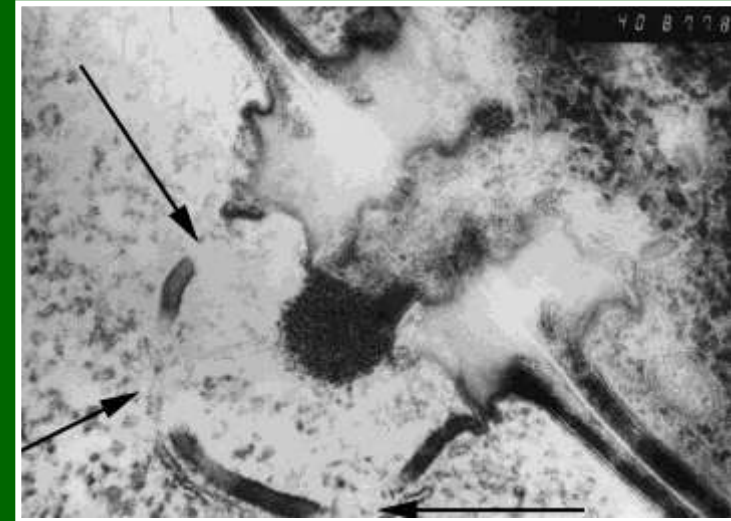
Rhizoctonia-подобные грибы



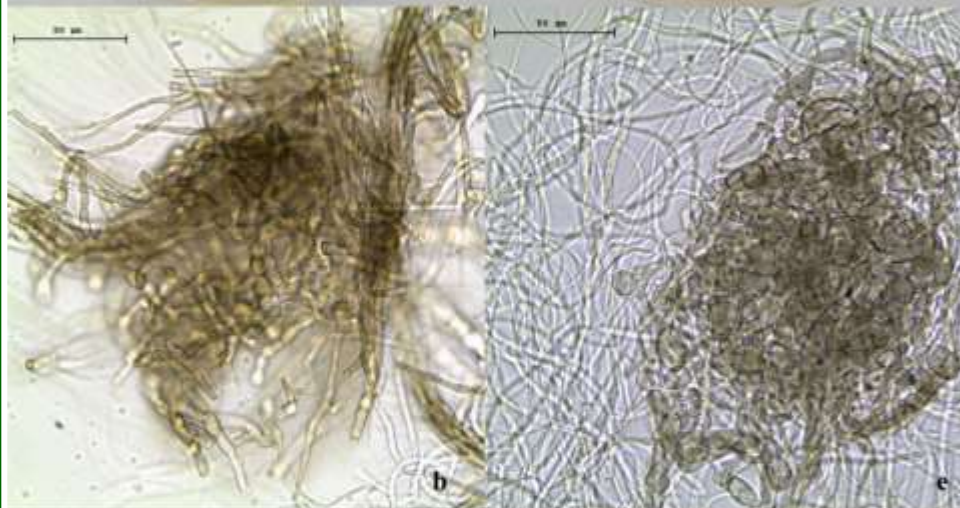
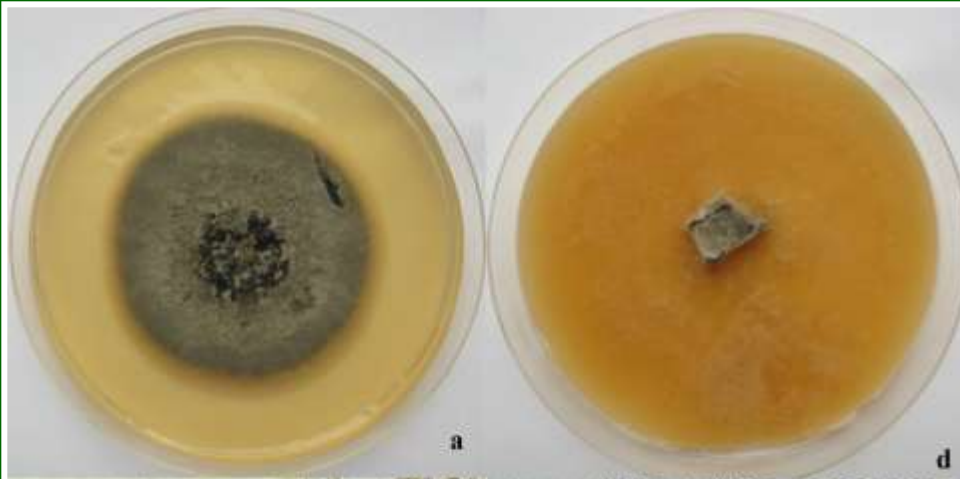
Rhizoctonia repens
(=*Tulasnella calospora*)
(из Bernard, 1909)

- При выделении микобионтов из тканей орхидных и непосредственно из пелотонов часто встречались так называемые «ризоктониевые грибы» (Bernard, 1902; 1904; 1909)
- Морфология этих грибов весьма скудна: отмечены гифы без пряжек и монилиоидные клетки, образующие микросклероции
- Специфичность орхидной микоризы долгое время была недооценена (Curtis, 1937 и др.)

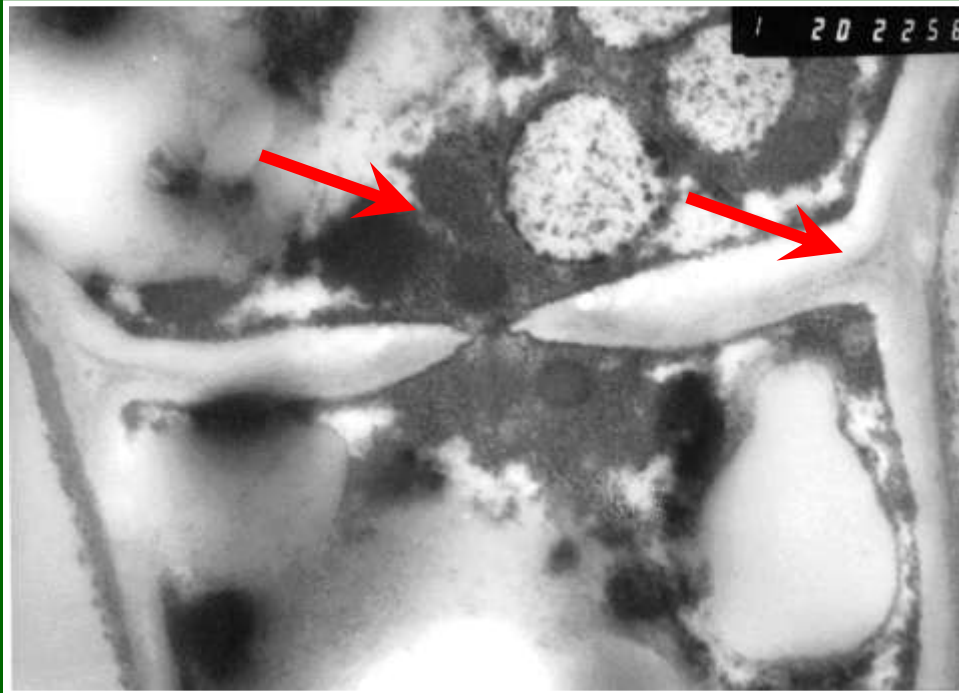
Rhizostonia-подобные грибы в ОМ *Goodyera repens*: *Ceratorhiza*



Rhizoctonia-
подобные грибы в
ОМ *Goodyera repens*.
«двуядерная
РИЗОКТОНИЯ»

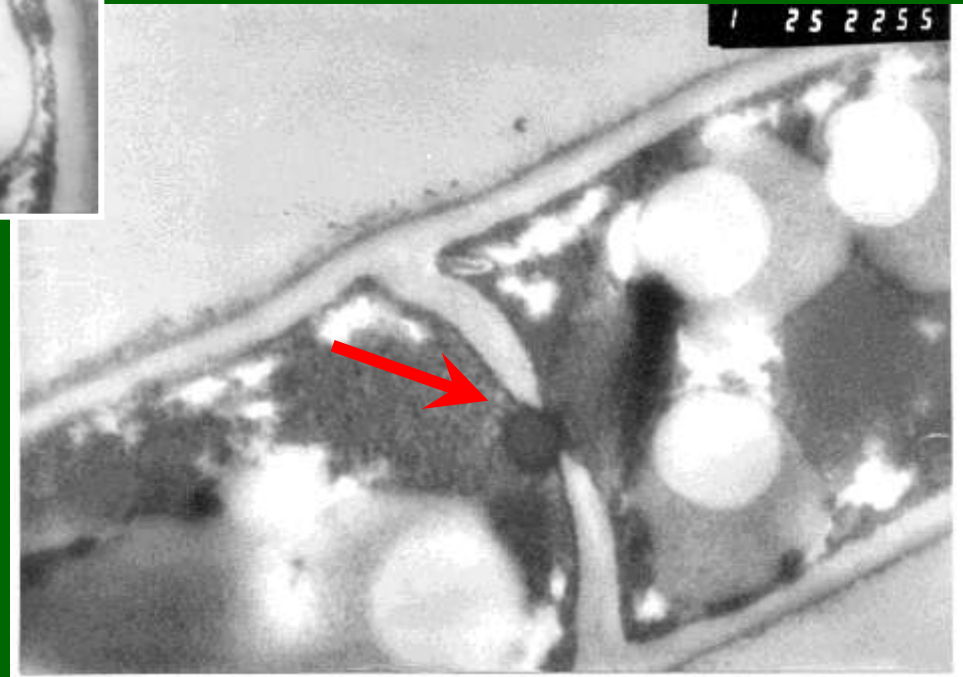


Rhizostonia-подобные грибы в ОМ *Goodyera repens*. «двуядерная ризоктония»



**Atractiellales,
Atractiellomycetes,
Pucciniomycotina**

- простые слоистые
утончающиеся септы
- аттрактосомы
- симплексомы

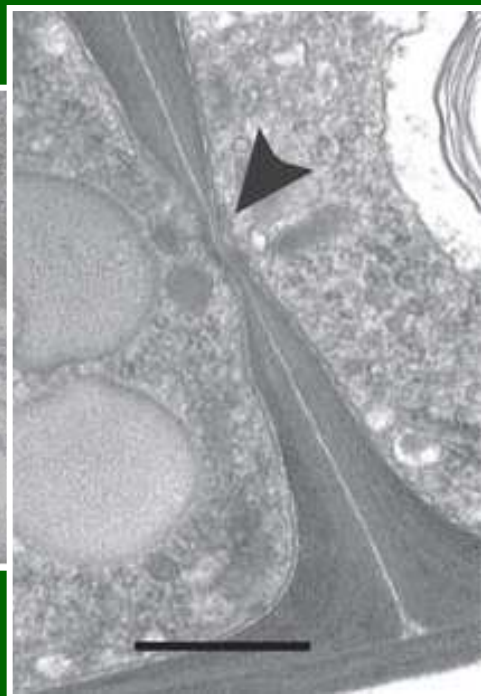
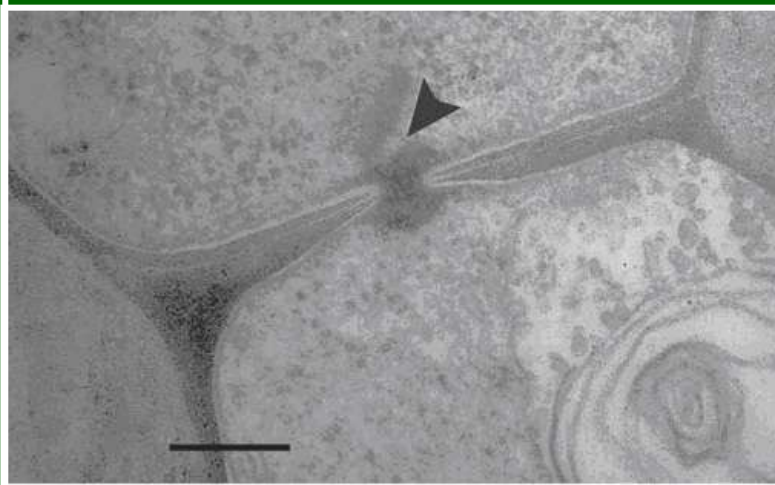
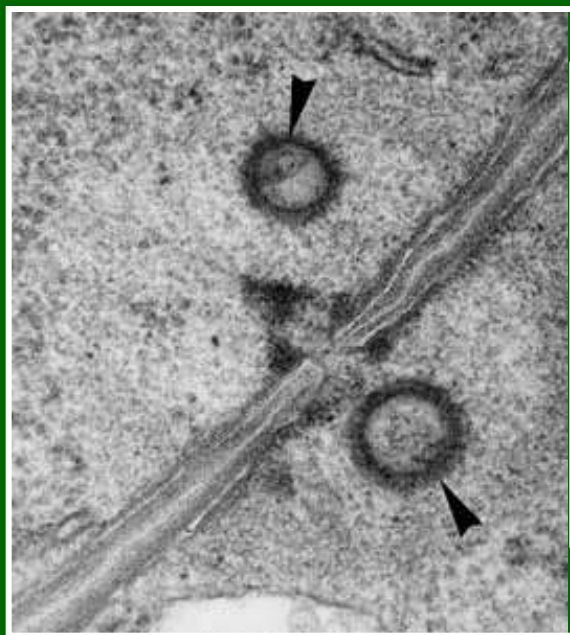


Rhizoctonia-подобные грибы в ОМ *Goodyera repens*. «двуядерная ризоктония»

**Atractiellomycetes belonging to the 'rust' lineage
(Pucciniomycotina) form mycorrhizae with terrestrial and
epiphytic neotropical orchids**

Ingrid Kottke, Juan Pablo Suárez, Paulo Herrera, Dario Cruz, Robert Bauer, Ingeborg Haug and Sigisfredo Garnica

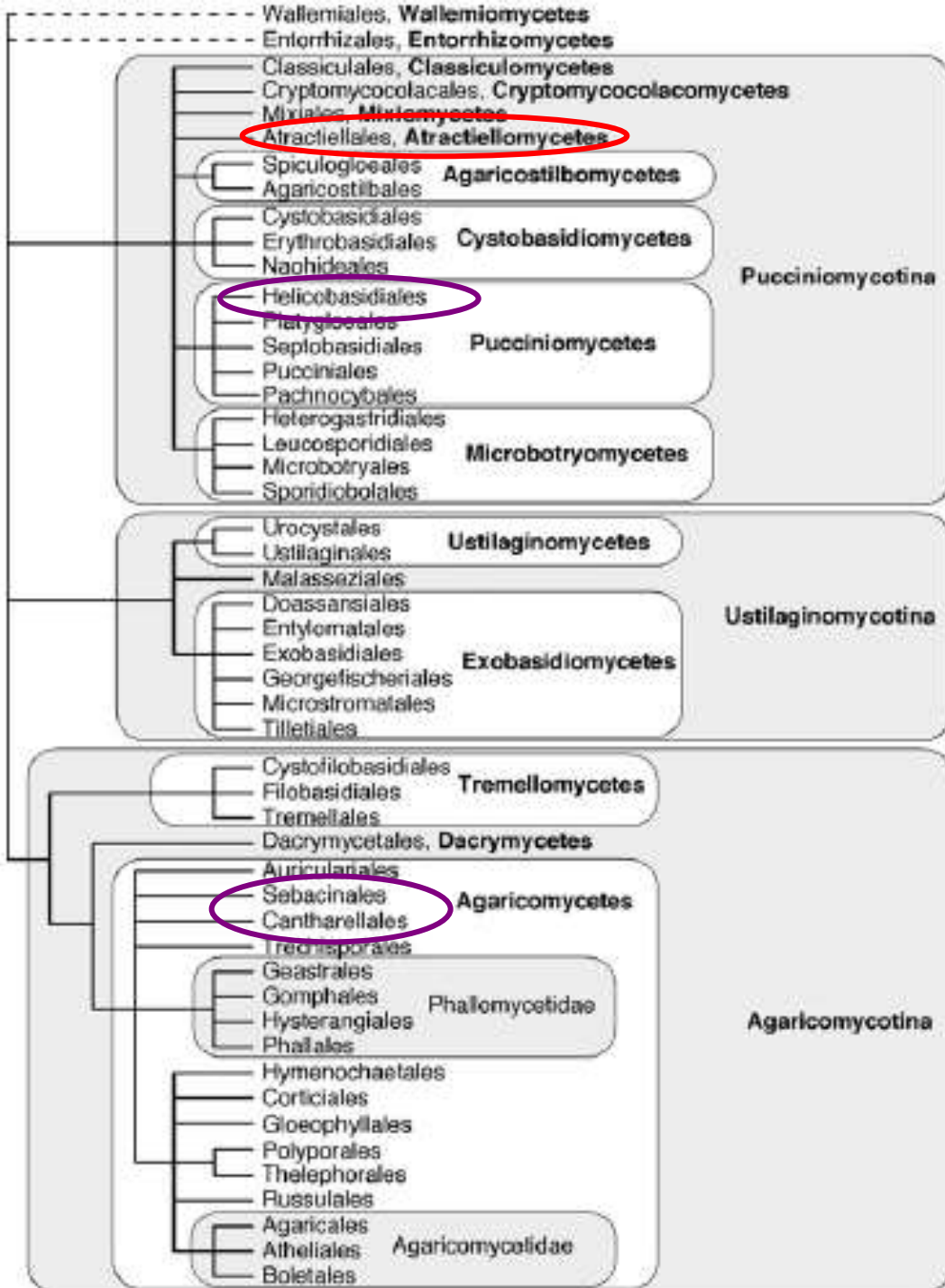
Proc. R. Soc. B published online 9 December 2009
doi: 10.1098/rspb.2009.1884



(из Kottke et al., 2010)

(из Bauer et al., 2006)

Отдел Basidiomycota



(no Hibbett et
al., 2007)

• Смена микобионнта в течение цикла развития растения



• 1. *Mycena osmundicola*

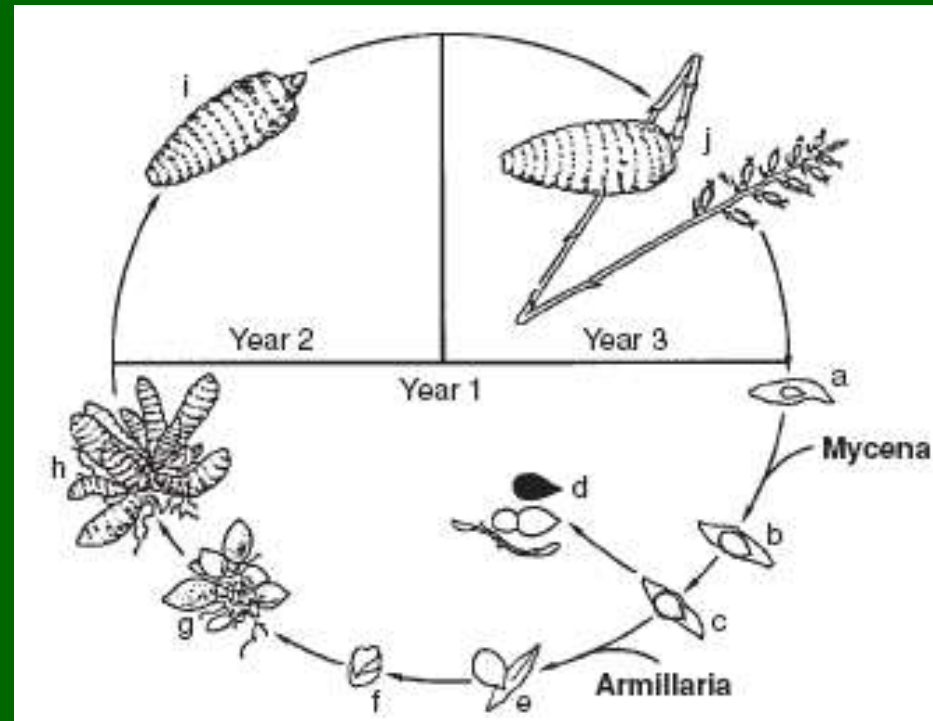


• 2. *Armillaria mellea*

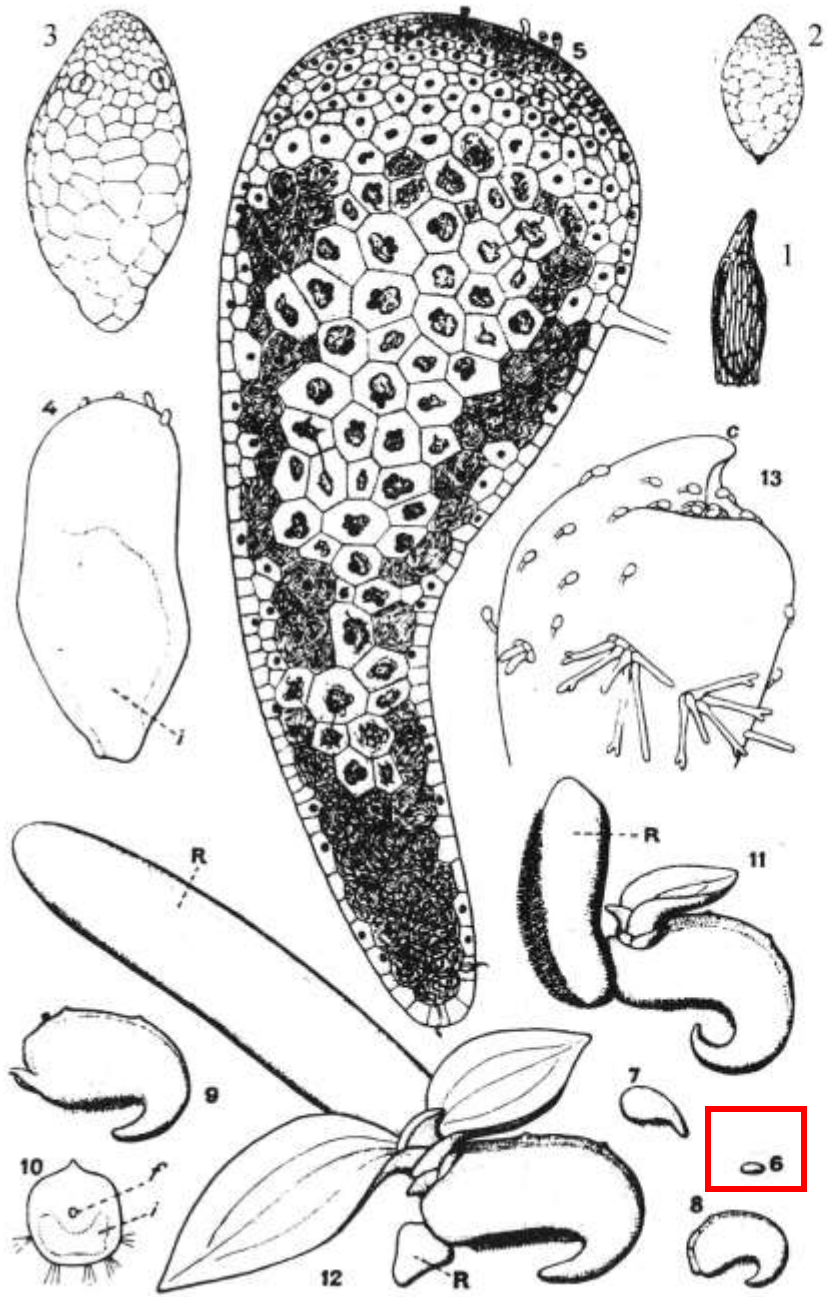
• *Gastrodia elata*

1. Сапротроф, специализированный, слабая конкурентоспособность
2. Паразит, агрессивный, универсальные способности к разложению субстрата

• (Xu, Guo, 2000)



Проращение семян *Phalaenopsis atabilis* в симбиозе с *Rhizoctonia mucoroides*.

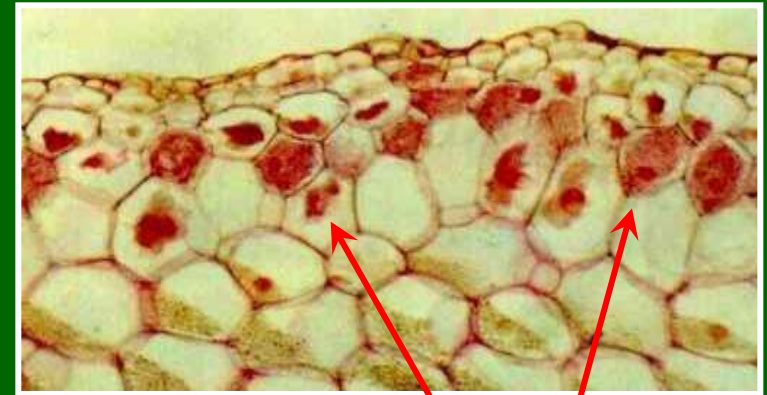


1 - семя; 2,3 - зародыш в несколько дней и 3 мес. роста без гриба; 4 - срез через 6 дней после инфекции; 5 - 50 дней после инфекции. Все в масштабе x100. 6 - несколько мес. после прорастания без гриба, в том же масштабе; 7,8,9,11 и 12 - растения, сформировавшиеся на 1,2,3,5 и 12 мес. после инфекции. f - гриб, i - зона инфекции, R - корень, c - молодой лист (по Bernard, 1909)

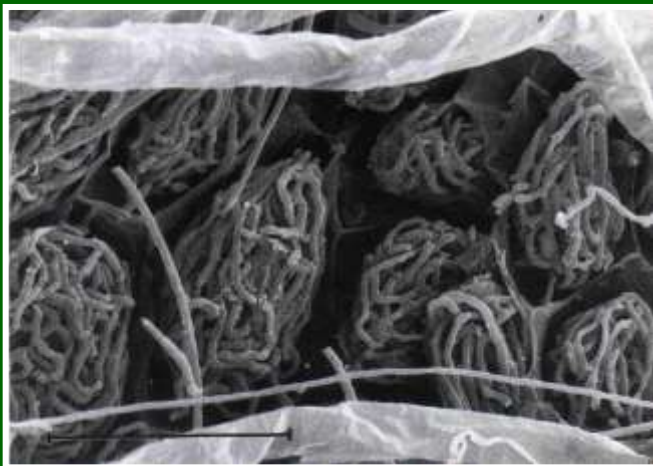


- Инфекция грибом-микоризообразователем не всегда ведет к образованию симбиоза.
- Развитие взаимоотношений может происходить тремя путями:
 - 1. образование симбиоза
 - 2. паразитизм гриба, ведущий к угнетению и гибели растительного зародыша (протокорма - зародышевого клубенька)
 - 3. отторжение симбионта растительной клеткой .

- Колонизация грибом происходит на стадии протокорма.
- На этой стадии все Орхидные облигатно микотрофны.

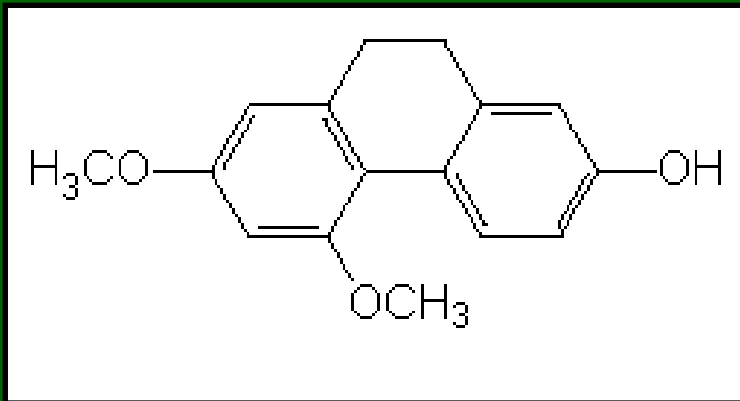


• МИКОБИОНТ



- Пелотоны – гифальные клубки внутри клеток, на их поверхности происходит обмен веществами.

- Взаимодействие с микобионтом регулируется растением, начиная от стадии инфекции.
- Распространение гриба строго локализовано, в отличие от инфекции теми же видами грибов растений других семейств. Развитие способности контролировать колонизацию эндофитными и некротрофными грибами и введение их в микоризные симбиозы уникально для Орхидных.



• **Орхинол** – фитоалексин, умеренная защитная реакция, ингибирующая рост микобионта. Под действием орхинола происходит разрушение пелотонов.

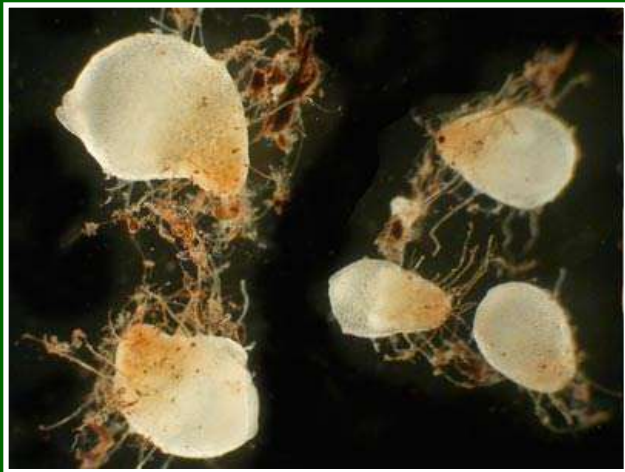


• *Orchis militaris*

Гипотеза Бернара (Bernard, 1909) – первая гипотеза симбиогенного происхождения сосудистых растений.

Инфицирование симбиогенными грибами **протокорма** имело эволюционное значение. Орхидные – результат долгой коэволюции. Возникновение многолетности у растений и развитие всей наземной растительности связано с образованием симбиозов грибов и первых сосудистых растений.

Так же объяснялось возникновение специализированных запасяющих органов – клубней и корневищ.



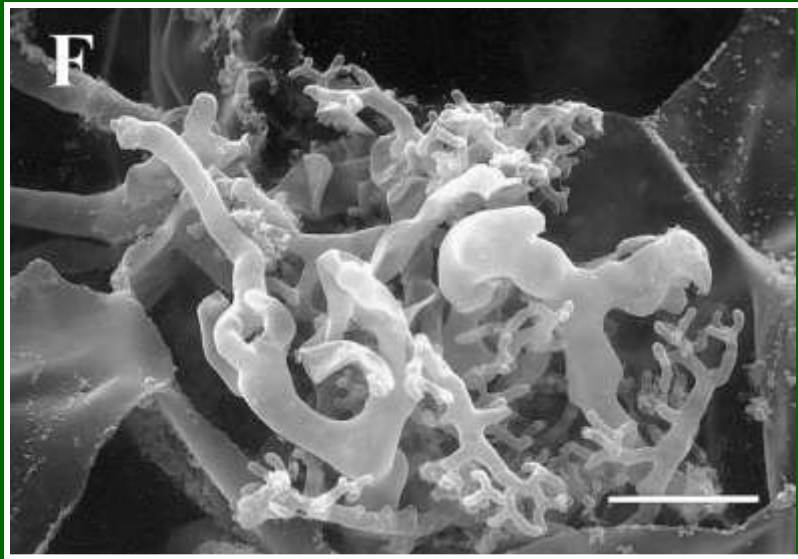
Нозль Бернар
(1874 – 1911)



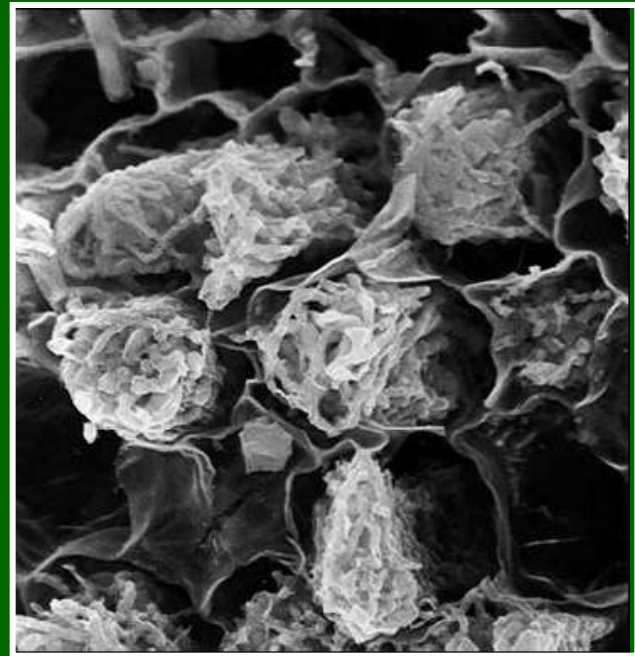
Микоризы мохообразных

Нераторphyta (Печеночные мхи):

ассоциации с Glomeromycota, подобные АМ (клубки гиф с арбускулами или без),
с базидиомицетами, в том числе телеоморфами *Rhizoctonia*,
подобные ОМ,
с аскомицетами, подобные ЭрМ (*Ligrone et al., 2007*)

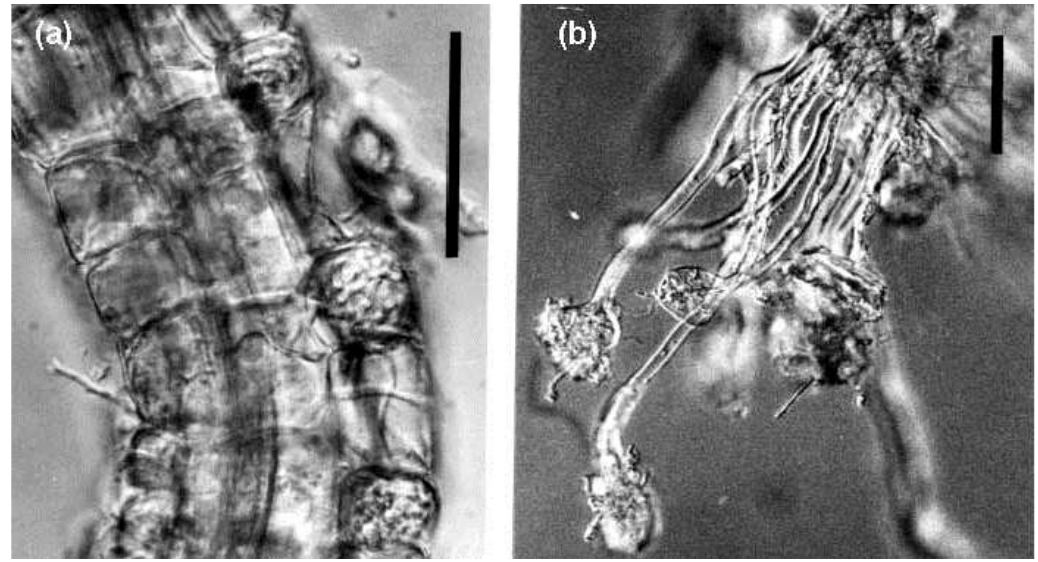


Арбускула в талломе
Fossombronina echinata



Гифальные клубки в сердцевине
таллома *Southbya*

Микоризы мохообразных

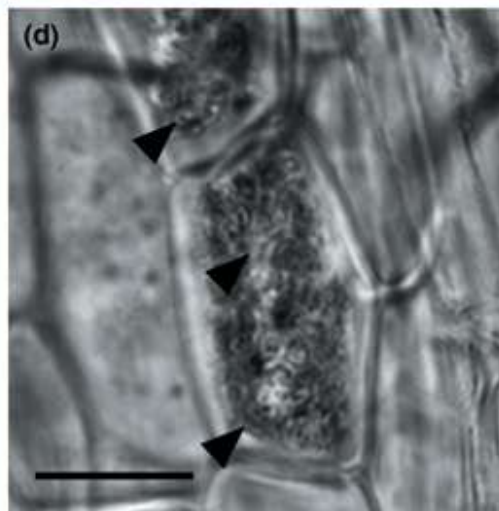
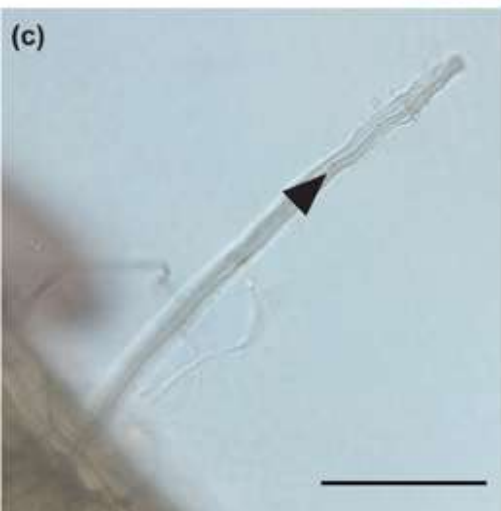
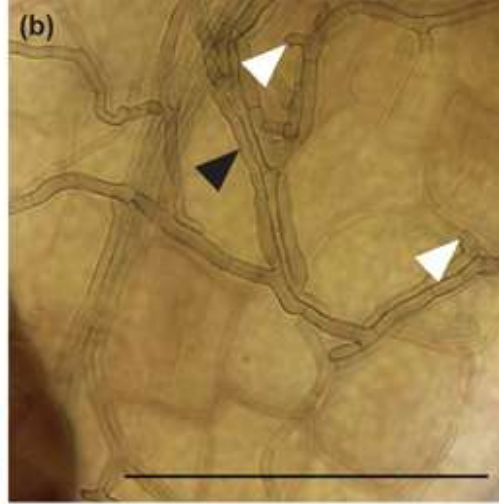
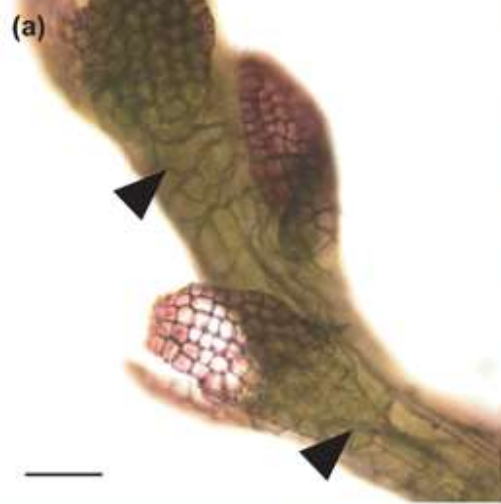


(a) - корень *Calluna* с гифальными клубками симбионта

(b) - ризоиды печеночного мха *Telaranea nematodes* с вздутыми кончиками, в которые проникают гифы



Проникновение
Rhizoscyphus ericae
в кончик ризоида
Cephalozia connivens



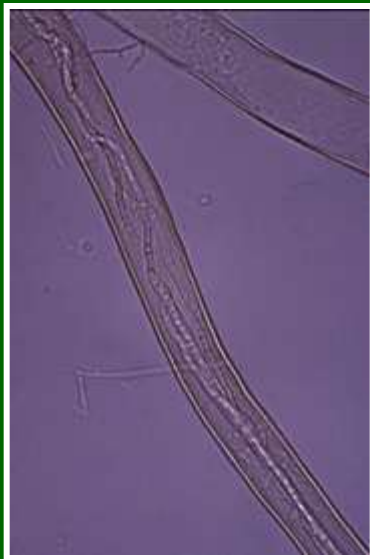
Печеночный мох из Антарктики *Cephaloziella varians* с микобионтом *Rhizoscyphus ericae* Грибы на 98–99% сходные с *R. ericae* по последовательностям ITS и рДНК большой субъединицы регулярно выделялись из талломов *R. ericae* колонизировал стерильный таллом *C. varians*, образуя внутриклеточные клубки.

(Upson et al., 2007)

- (а) Поисковые гифы (стрелки), образующие сеть на поверхности побега
- (б) Поисковые гифы, формирующие тяжи (черные стрелки) и проникающие в таллом (белые стрелки)
- (с) Темная септированная гифа, колонизирующая ризоид (стрелка)
- (д) Гиалиновая септированная гифа, внутриклеточно колонизирующая таллом с образованием клубков (стрелка)



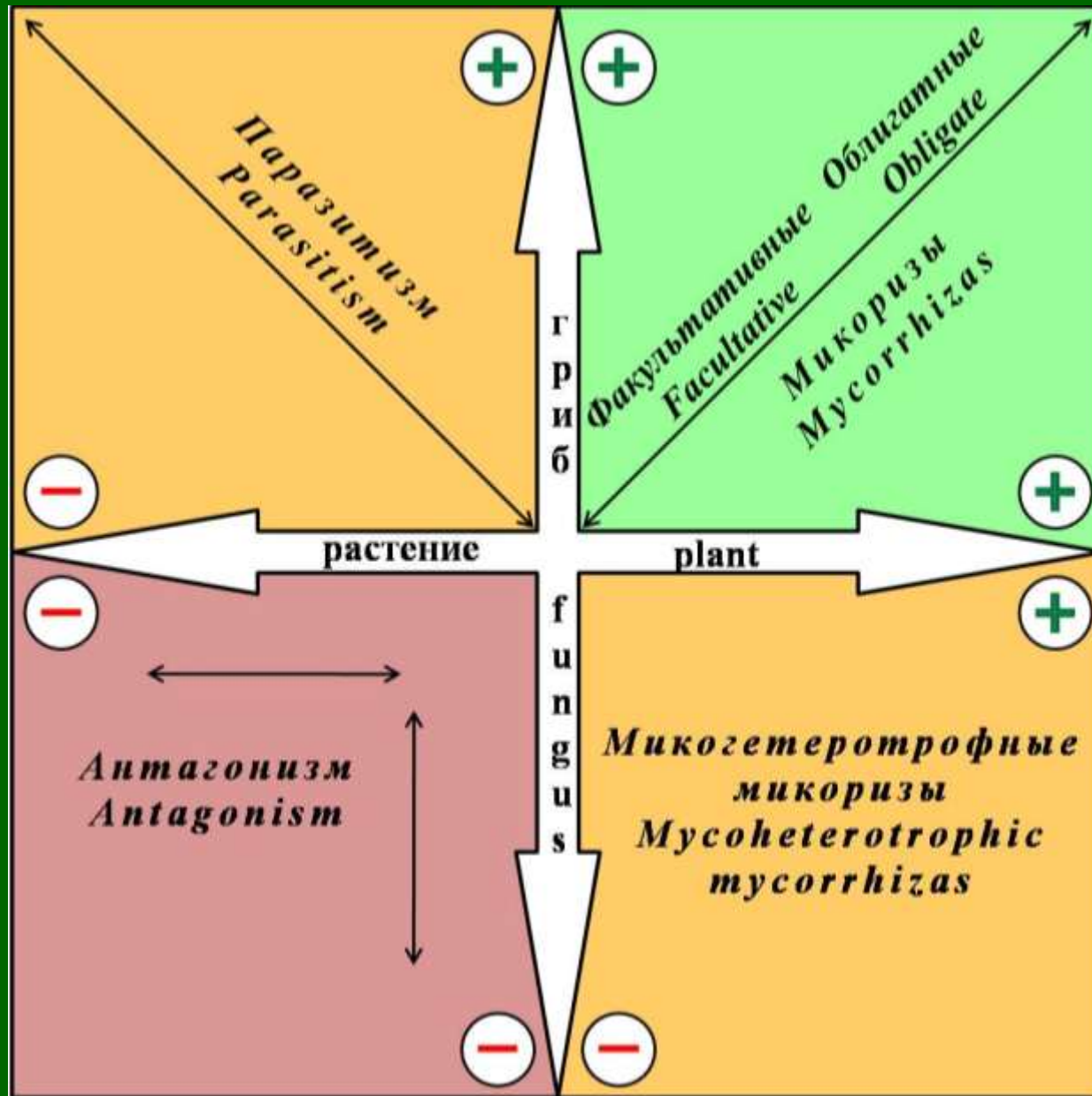
*Cryptothallus
mirabilis* -
микогетеротроф



Ризоид (400x) с
гифой *Tulasnella* sp.

Долиповая септа микобионта с
неперфорированной парентосомой,
указывающая на колонизацию
гетеробазидиальным
представителем Agaricomycotina

Положение микориз в симбиотическом континууме

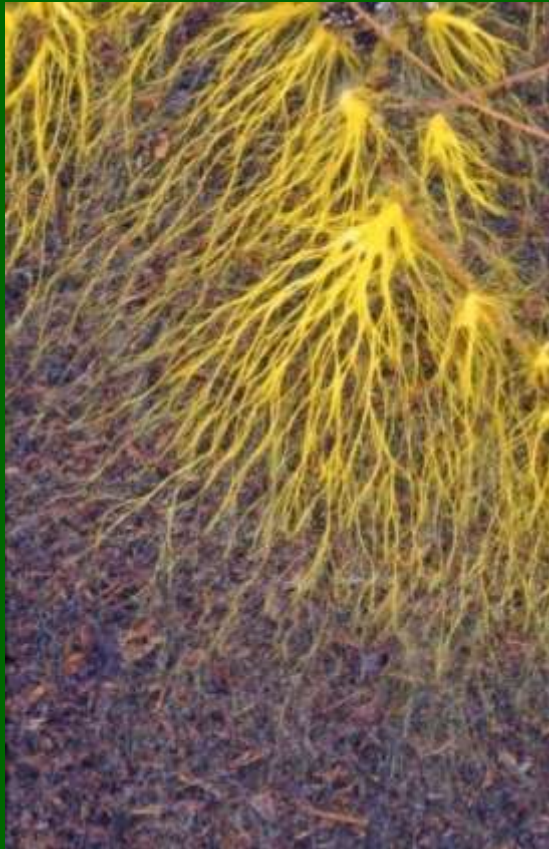


Положение микоризных симбиозов в континууме «паразитизм- мутуализм» зависит от:

- Пространственной шкалы измерения
- Временного момента
- Действия абиотических факторов
- Действия биотических факторов окружающей среды
- Вторжения в симбиоз «эксплуататоров» («мошенников»)
- Свойств симбионтов (более и менее эксплуативные типы)
- Критериев оценки выгод
- Методов исследования

Взгляды на природу микоризного симбиоза

«Нет микоризных грибов,
есть микоризные
состояния» (*Келли, 1952*)

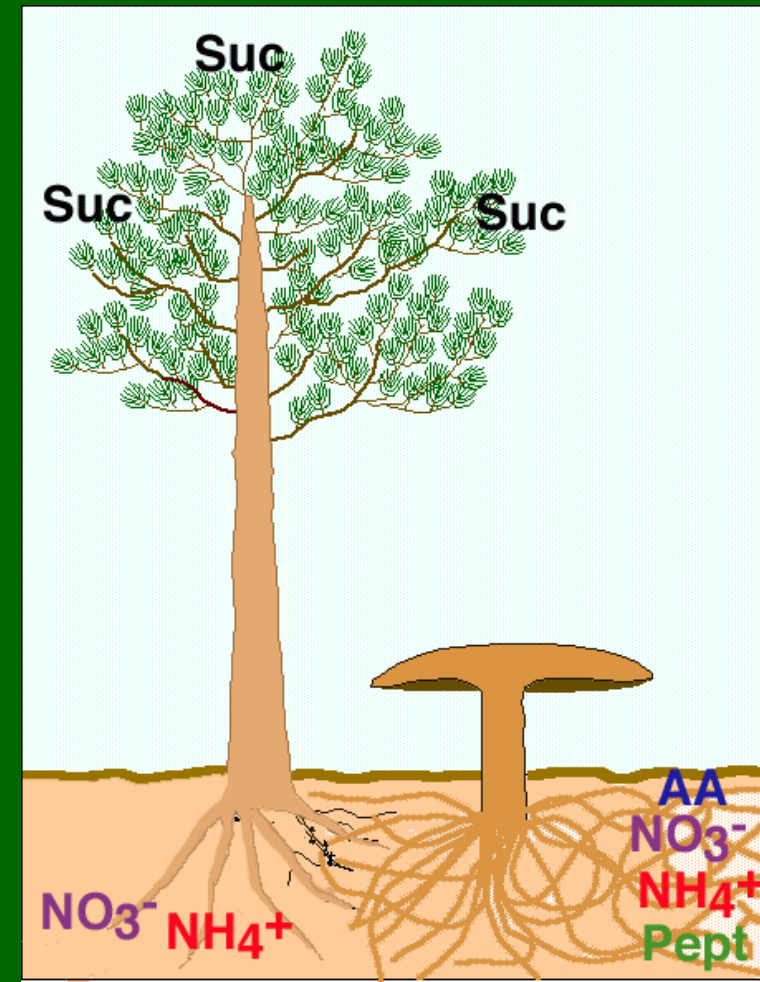


«Грибы – оппортунисты:
сапротрофы становятся
симбионтами, симбионты
переключаются с
мутуализма на
паразитизм» (*Gargas et al.,
1995*).

Микоризы и жизнеспособность растения-хозяина

• Микориза - **паразитизм гриба** на растении при низком уровне освещенности и **паразитизм растения** на микобионте при высоком (Zhou, Sharik, 1997).

- регуляция микоризой фотосинтеза растения (увеличение интенсивности фотосинтеза)
- улучшение водного режима растений
- повышение устойчивости к засолению
- снижение поступления металлов в побеги растений
- снабжение растения элементами минерального питания
- защита корневых систем от патогенов



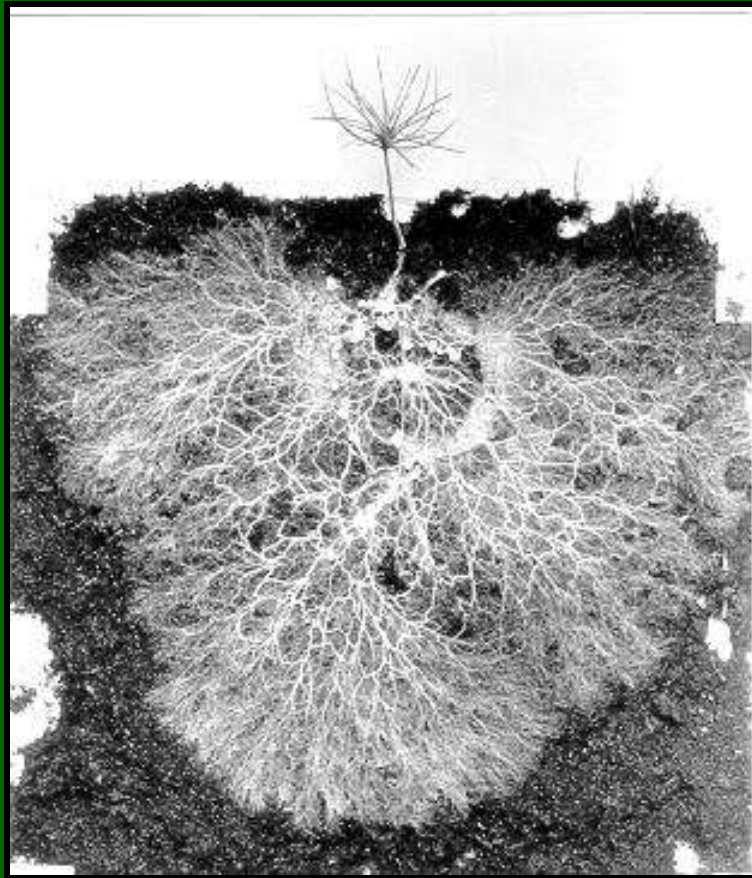
Снабжение растения элементами
минерального питания (в основном фосфором
и азотом)

Увеличение
зоны
контакта
корней и
почвы

Выведение
корневой системы
за пределы зоны
истощения

Перевод в
доступное для
растения
состояние
недоступных
соединений

Снабжение растения элементами минерального питания



- Свободные гифы АМ поставляют до **80%** фосфора и до **25%** азота от общей потребности растения.
- ЭМ корневые окончания сосны поглощают в **3,2 раза** больше фосфора и в **1,8 раза** больше азота, чем НМ корни.
- В мицелиальных матах *Hysterangium setchellii* при разложении подстилки высвобождается примерно **вдвое больше** азота и фосфора, чем в участках подстилки, не занятых ЭМ мицелием

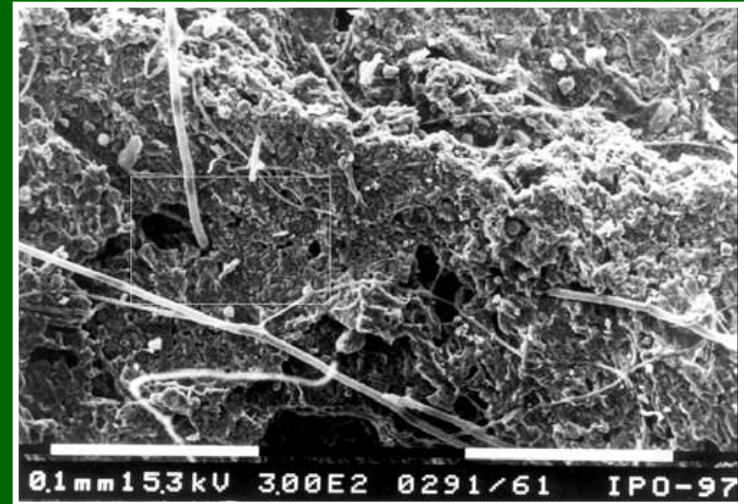
•На **1м** микоризного окончания *Salix viminalis* приходится **313 м** свободных гиф микобионта *Laccaria proxima*

•Количество свободного мицелия АМ может достигать **55 м** на 1г почвы

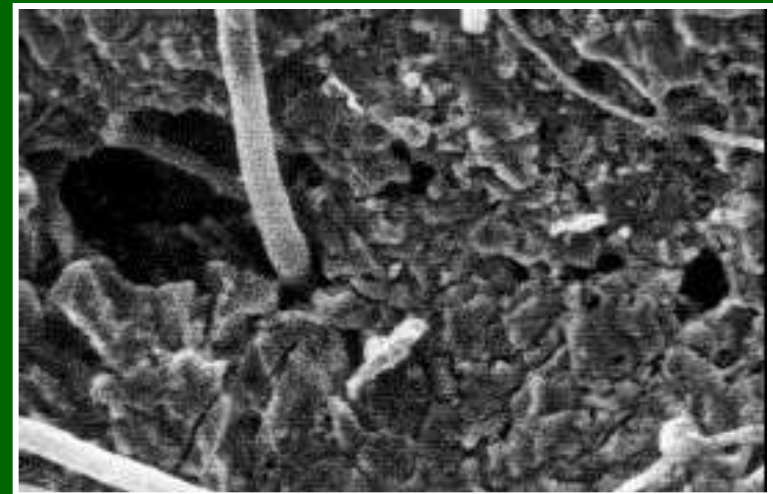
Роль микоризных грибов в биовыветривании



Мицелий микоризного гриба
на гранитной скале



Гифы микоризного гриба,
проникающие в гранит





Микрокосм *Pinus sylvestris* -
Hebeloma crustuliniforme

К – полевой шпат, Q – кварц,
15 недель после внесения:
мицелий более активно
ветвится на участке К

(Rosling et al., 2004)

защита корневых систем от патогенных
почвенных микроорганизмов и
беспозвоночных

утилизация
корневых
экссудатов

выделение
микоризными
грибами
биологически
активных
веществ

селектирующее
действие на
организмы
корневой
зоны

механически-
за счет чехла
(ЭМ)

стимуляция
растения к
выработке
защитных
веществ

Роль микоризы в экосистемах

- Транспорт углерода от растений к другим организмам (обмен с грибами-сапротрофами)
- Интеграция сообществ в единое целое, перераспределение биогенных веществ:
 1. от одних видов к другим
 2. от отмерших растений к живым
 3. от взрослых деревьев к сеянцам
- Снижение конкуренции и привнесение стабильности в сообщество

Микоризная сеть:
передача веществ от
взрослого дерева к
сеянцу через мицелий
эктомикоризного
гриба

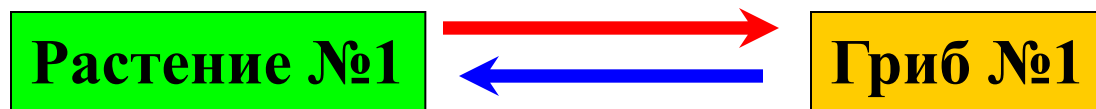


ЭМ мицелиальная сеть, соединяющая два сеянца сосны в микрокосме



В систему внесен меченый фосфор, присутствие которого затем обнаружилось как в мицелии, так и в обоих растениях.

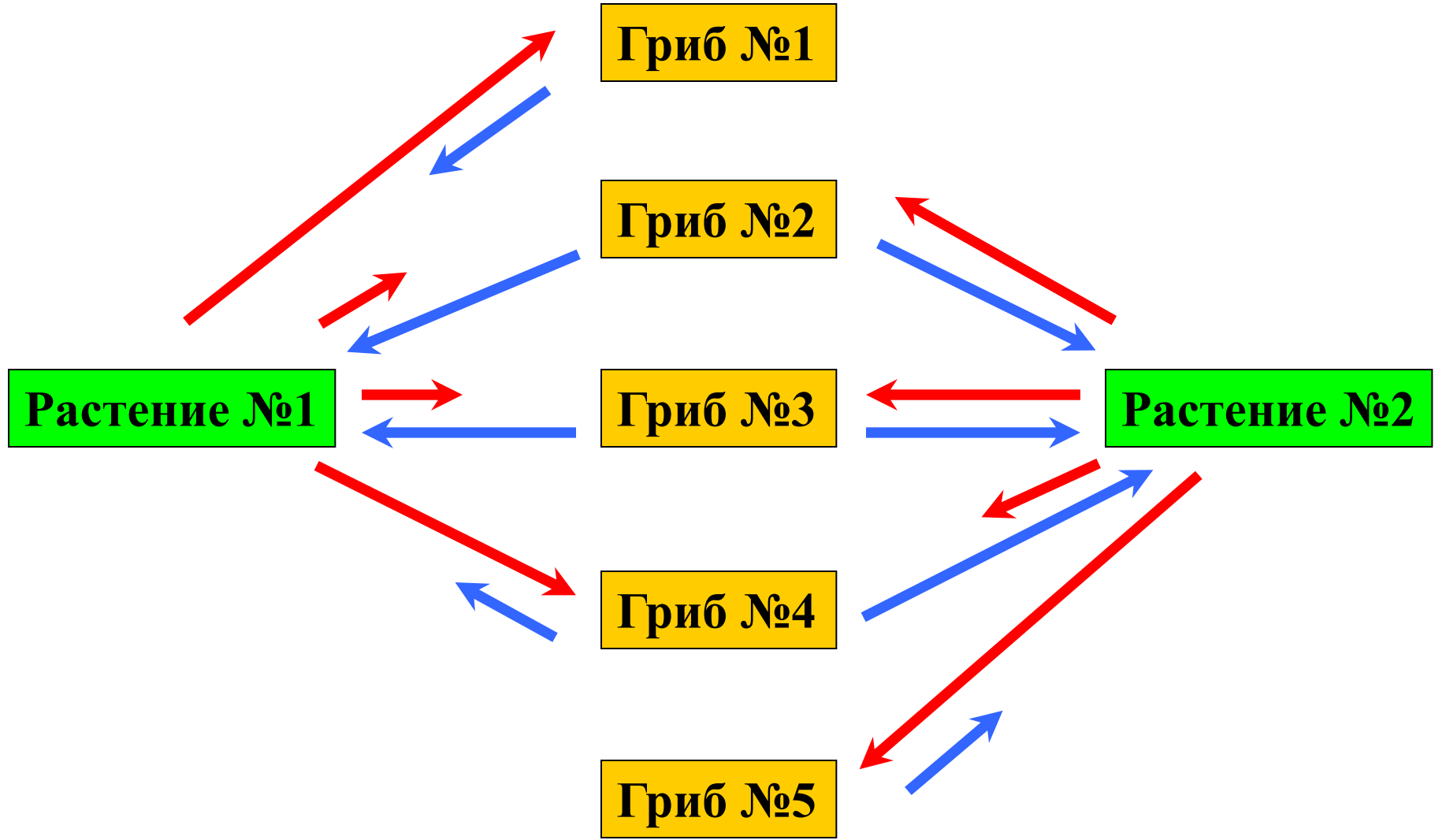
Модели обмена веществами в микоризных сетях



ток продуктов фотосинтеза от растения

ток растворенных минеральных веществ от гриба

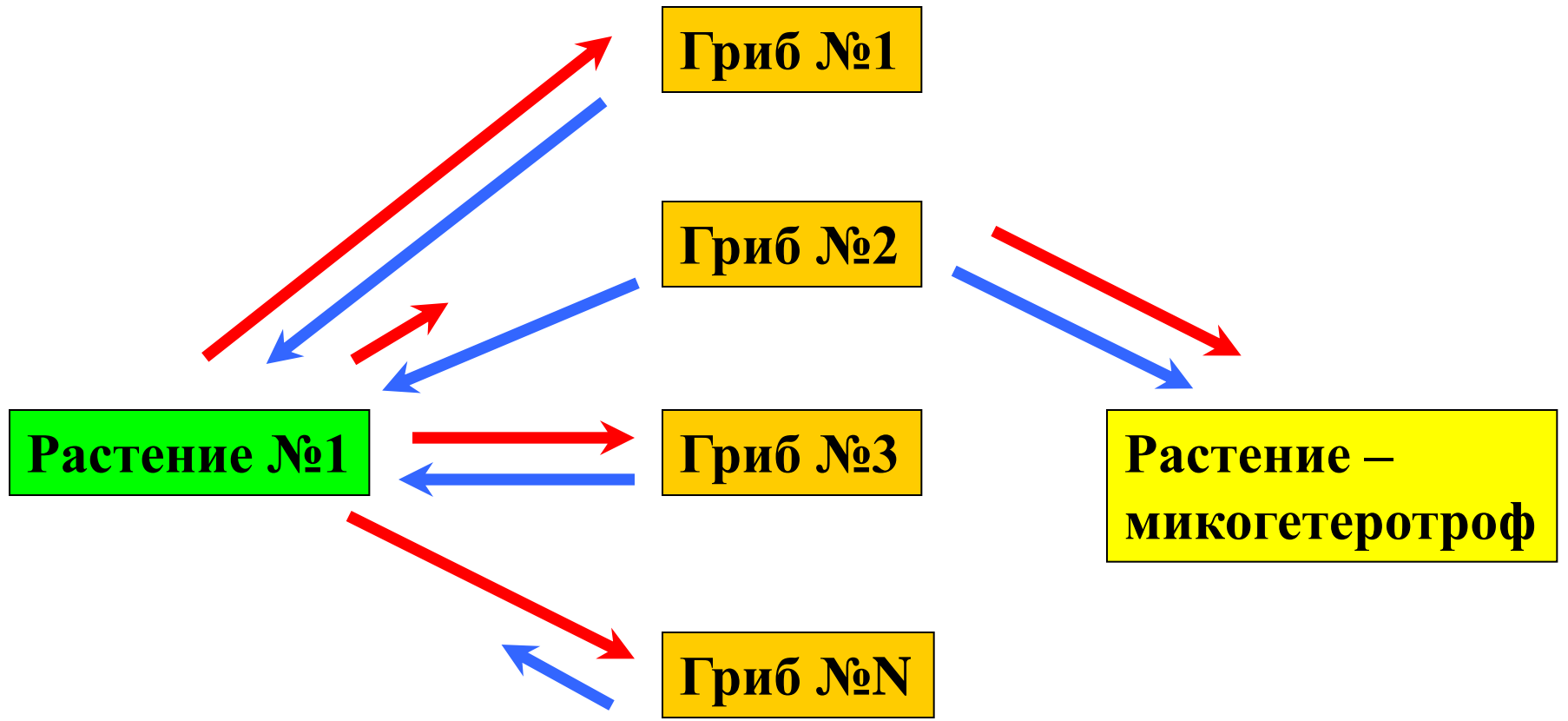
Модели обмена веществами в микоризных сетях



ток продуктов фотосинтеза от растения

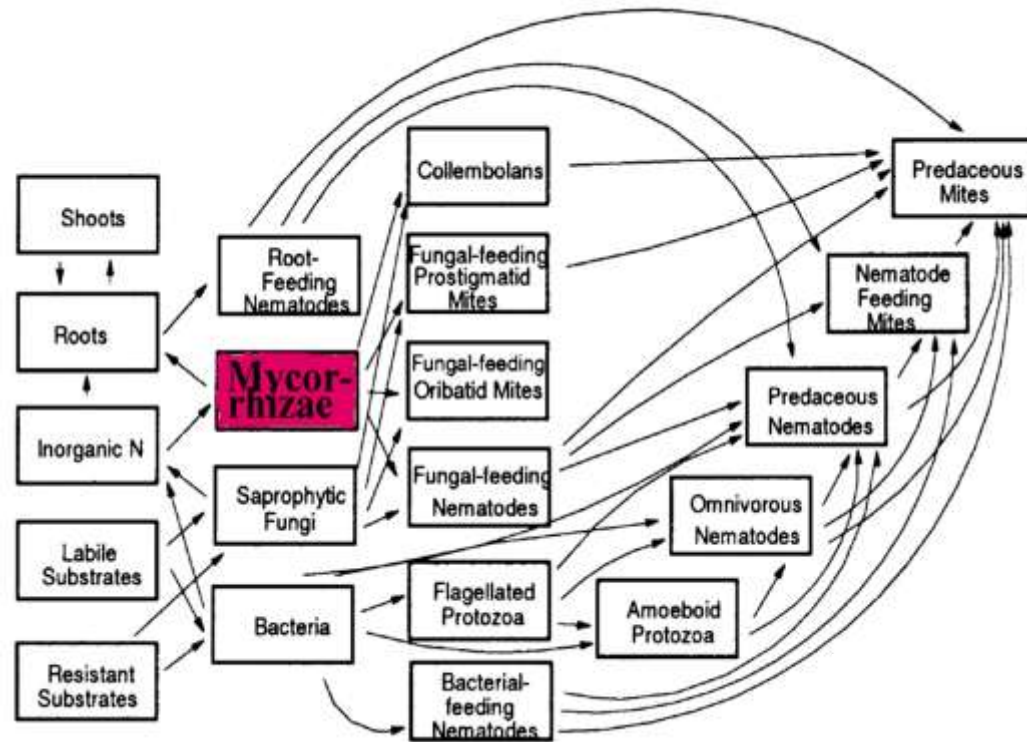
ток растворенных минеральных веществ от гриба

Модели обмена веществами в микоризных сетях



 ток продуктов фотосинтеза от растения
 ток растворенных минеральных веществ от гриба

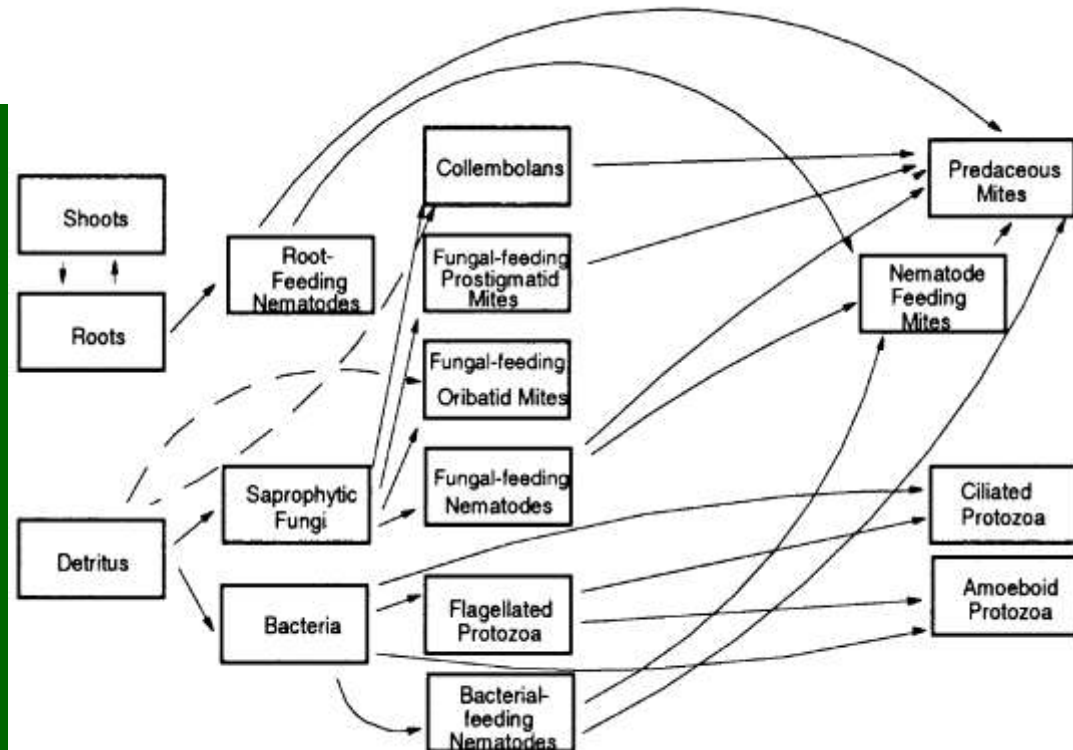
Изменения пищевых сетей при элиминации микоризных грибов из ценоза



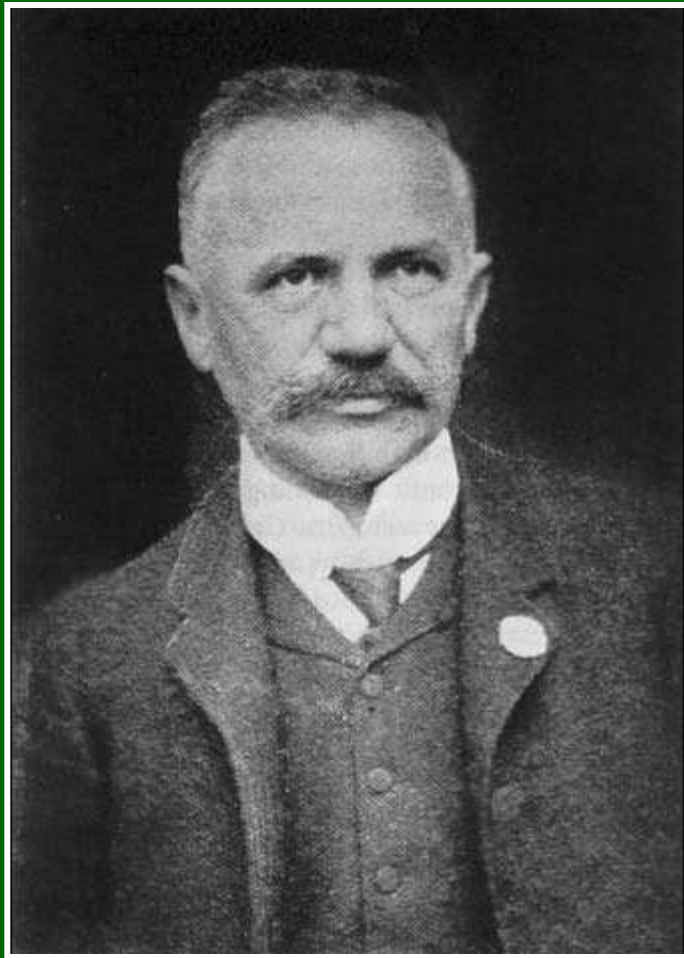
ЛУГ

агроценоз

(По Moore, de Ruiter, 1991)



Микоризосфера



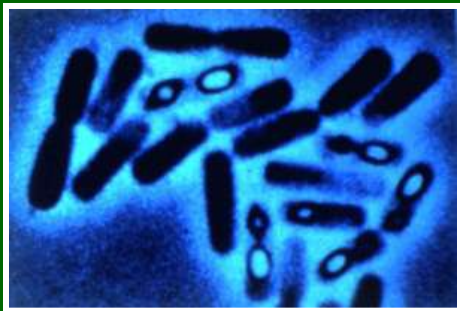
Др. Лоренц Хилтнер



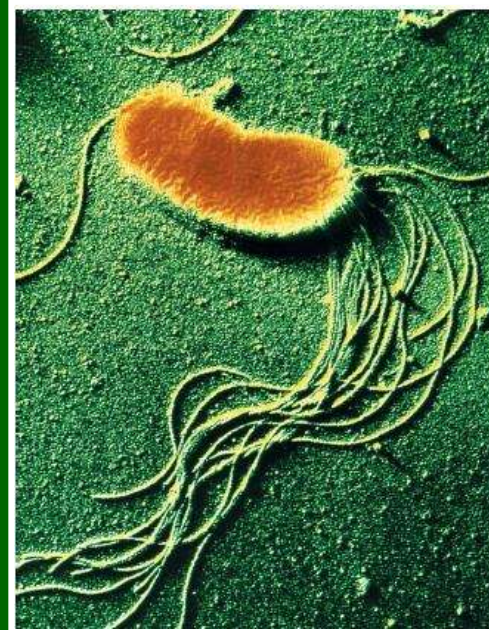
- Хилтнер (1904) – термин «ризосфера»
- Торнтон (1956) – термин «гифосфера»
- 1970-е – появилось понятие о микоризосфере (Рамбелли)

• Бактерии, ассоциированные с микоризообразующими грибами

- Группа **бактерий-помощников микоризации (МНВ)** – *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Rhodococcus*, *Streptomyces*, *Arthrobacter*
- Специфичность эффекта МНВ варьирует в зависимости от штамма бактерии и вида микобионта



• *Bacillus thuringiensis*



• *Pseudomonas fluorescens*



• *Bacillus cereus* var. *mycoides*

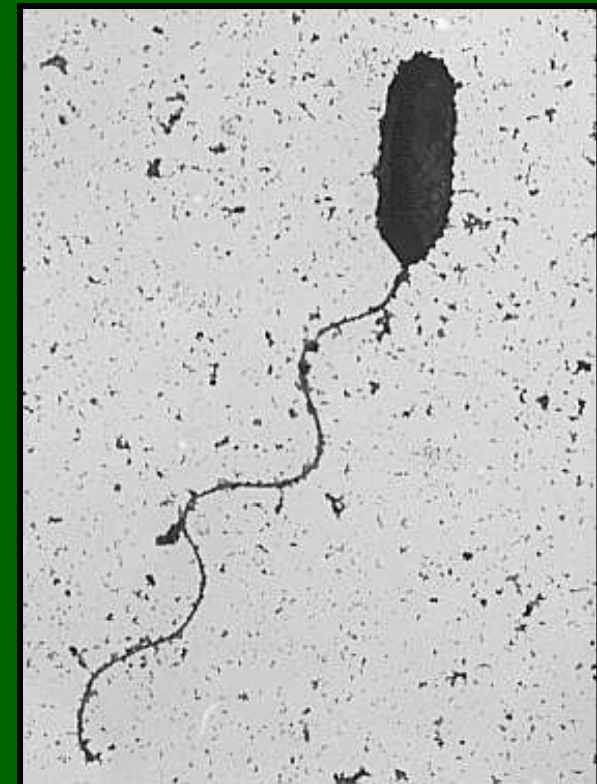


•Бактерии, ассоциированные с микоризообразующими грибами

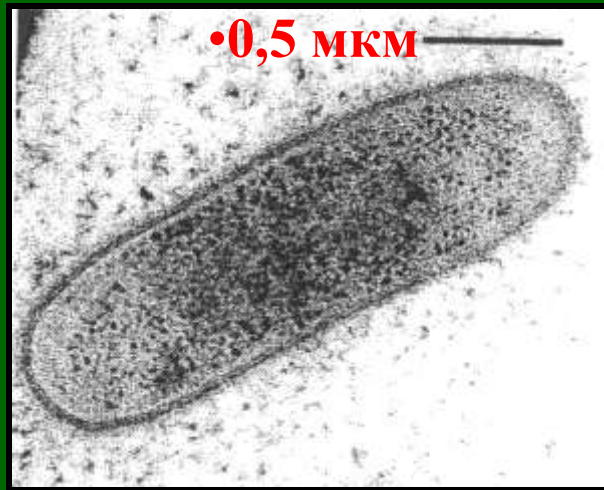
•**Механизмы, лежащие в основе эффекта МНВ:**

- влияние на восприимчивость корней растения-хозяина к микобионту;
- влияние на взаимное узнавание симбионтов и их физический контакт;
- влияние на выживание и рост микобионта;
- влияние на физико-химические свойства почвы;
- влияние на прорастание спор микобионта (*Garbaye, 1994*).

•**Наиболее значительный эффект МНВ** - положительное влияние бактерий на пресимбиотический рост и развитие микоризообразующих грибов в почве.



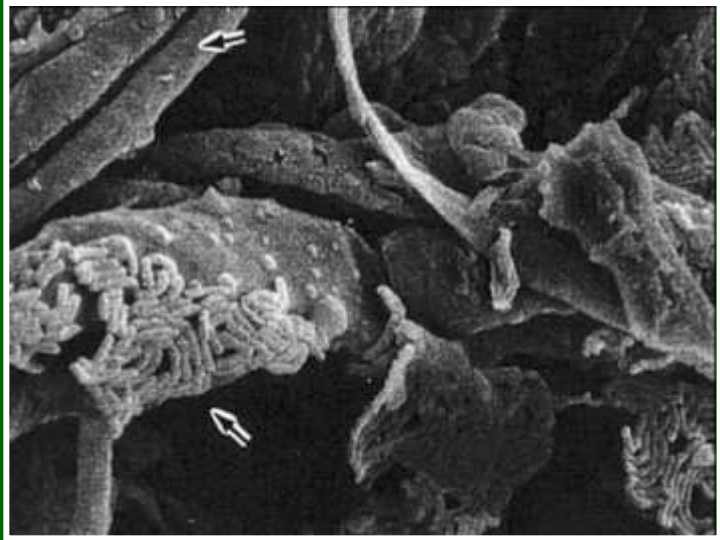
Бактерии могут оказывать **ингибиторный** или **стимуляторный** (*Pseudomonas*, *Corynebacterium*) эффект на прорастание спор микоризообразующих грибов (АМ грибы не прорастают в стерильной почве).



• *Candidatus*
Glomeribacter
gigasporarum

- В цитоплазме мицелия АМ грибов содержатся бактериальные эндосимбионты, ранее считавшиеся бактериеподобными грибными структурами (BLO - bacteria-like organisms/ organelles).
- Сейчас известно, что они являются палочковидными Грам-отрицательными бактериями и широко распространены.
- Спора *Gigaspora margarita* содержит около **130 тыс.** живых бактерий.
- В 2003г. был предложен новый таксон *Candidatus* (*Bianciotto et al., 2003*), а ранее эндосимбиотические бактерии относили к роду *Burkholderia*.

Бактерии, ассоциированные с микоризообразующими грибами



Монослой палочковидных бактерий на свободных гифах *Suillus bovinus*



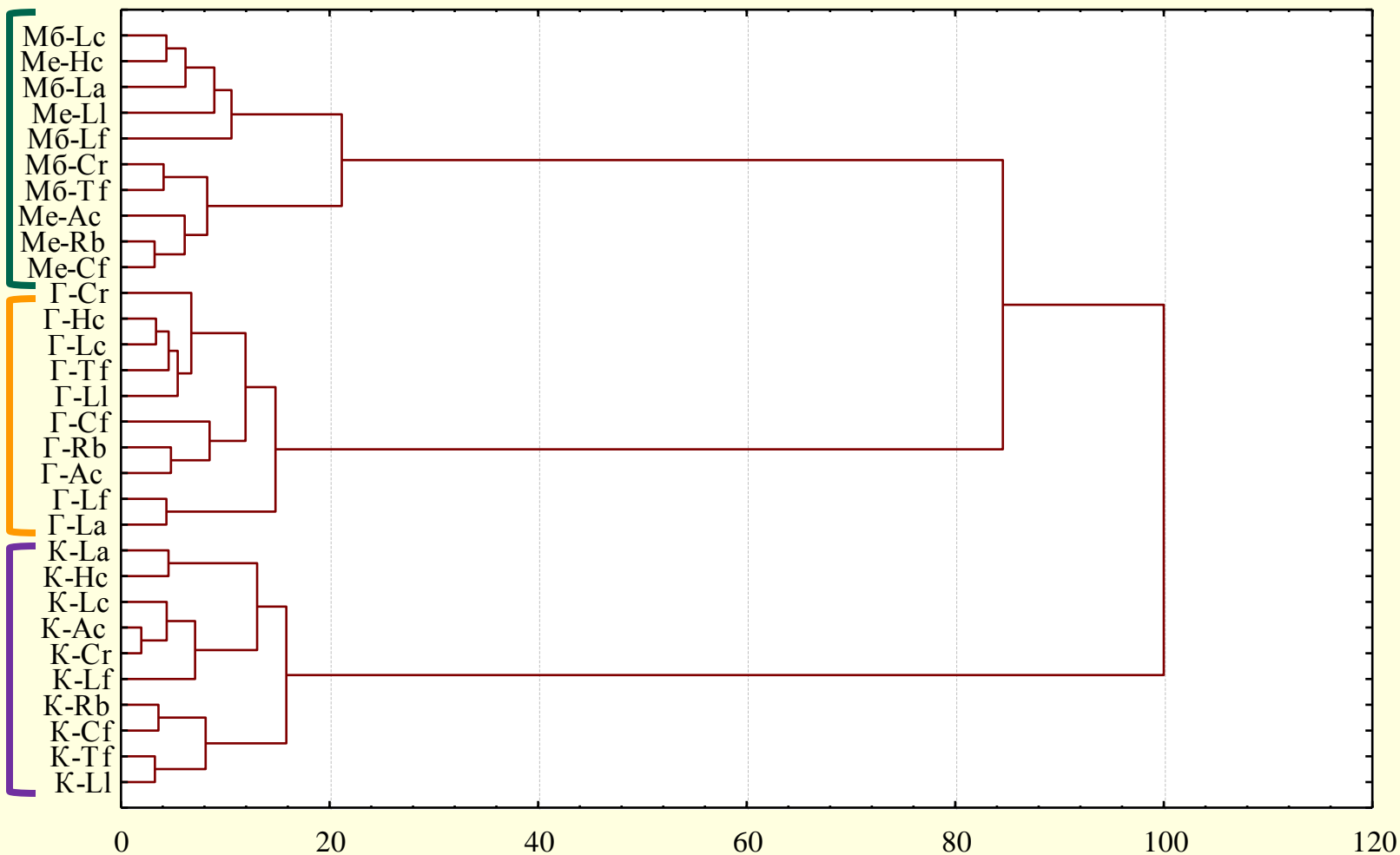
Cantharellus cibarius: ПТ и мицелий всегда ассоциированы с *Pseudomonas*

Предполагаемые критерии отбора бактерий в гифосфере и микоризосфере: способность к усвоению трегалозы и маннита, а также органических кислот (бактерии-оксалотрофы усваивают соли щавелевой кислоты).

Распределение бактерий по исследуемым местообитаниям (данные по встречаемости)

Объединение по методу Варда

Расстояние - обратный коэффициент Пирсона



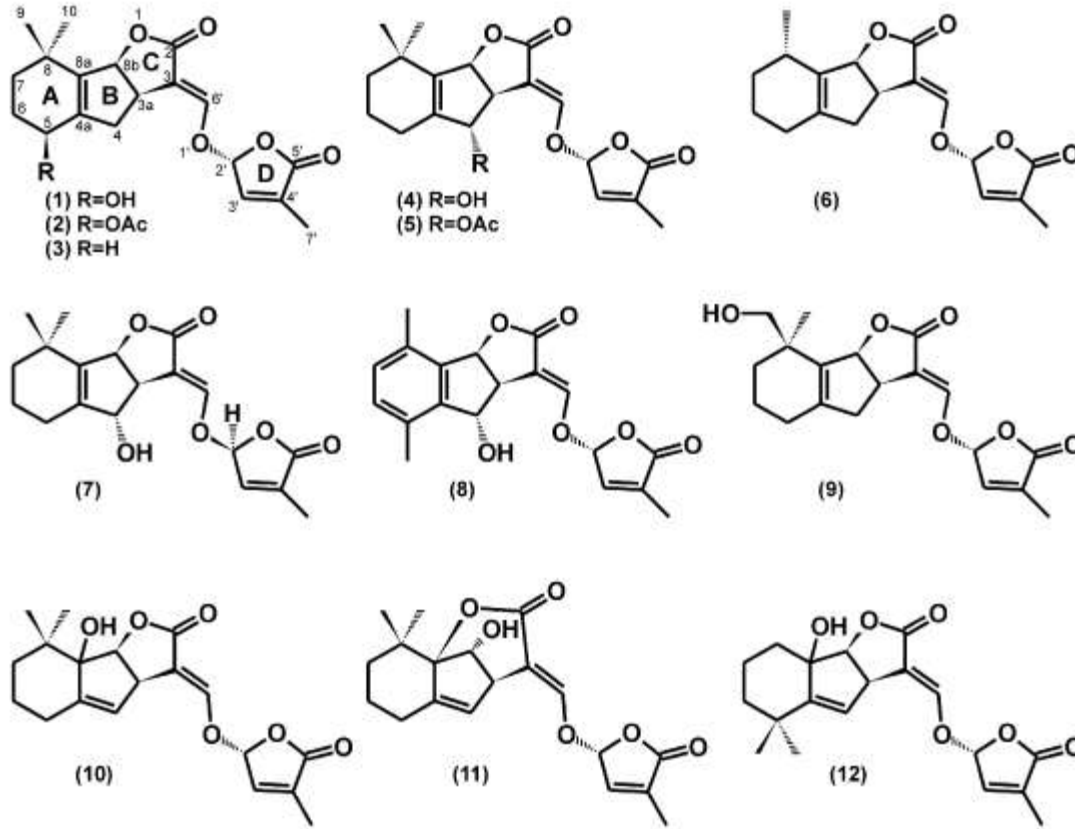
М

Г

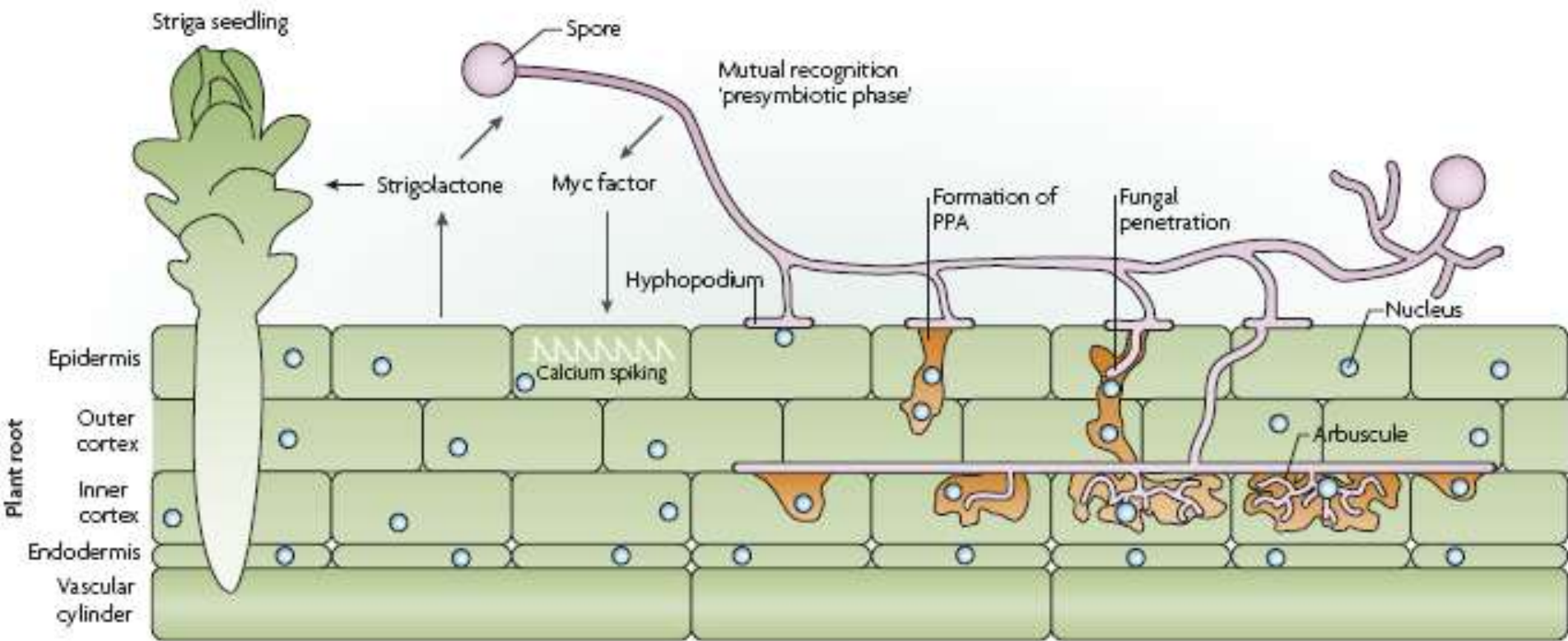
К

Стриголактоны

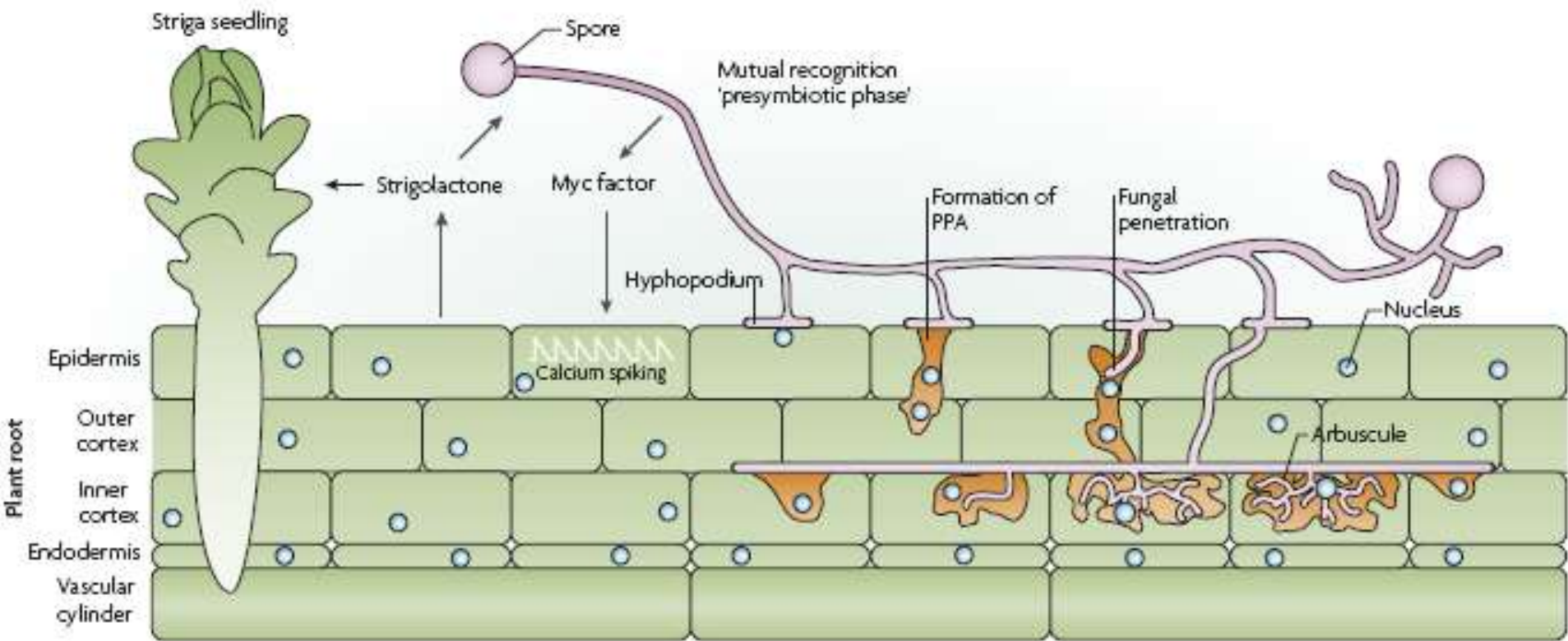
Стриголактоны – сигнальные вещества растения, участвующие в пресимбиотической фазе формирования АМ симбиоза (стимулируют ветвление гиф АМГ) и стимулирующие прорастание семян паразитических цветковых растений (*Striga*, *Orobanche*)



Striga

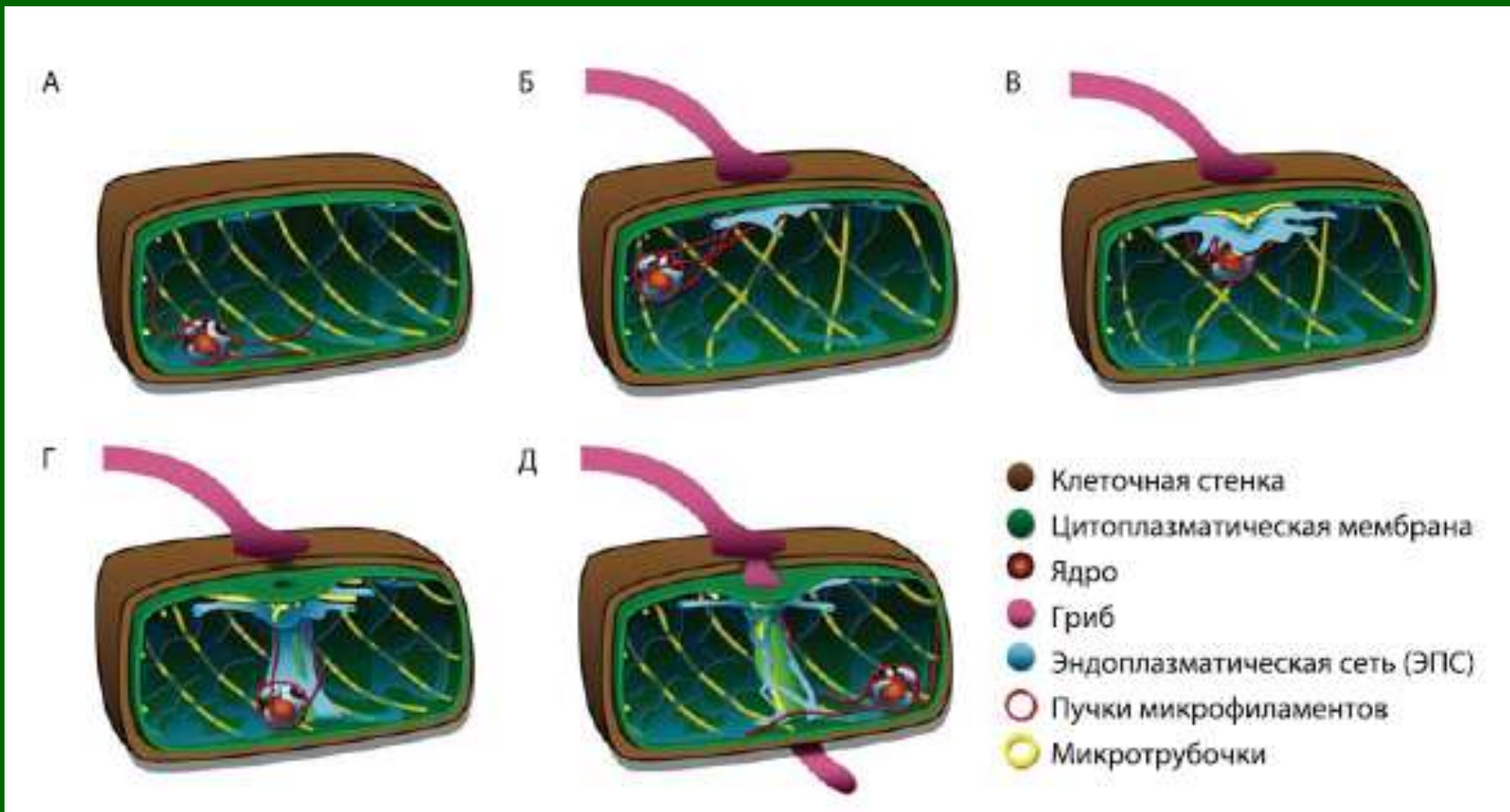


- Корни растения выделяют **стриголактоны** , индуцирующие прорастание спор АМГ и ветвление гиф и увеличивающие их физиологическую активность.
- Гриб выделяет **микоризные (Myc) факторы**, вызывающие изменения концентрации Са в клетках эпидермиса корня и активирующие симбиотические гены растения.
- АМ грибы образуют **аппрессории**, образующиеся из зрелых гиф, а не из проростковых трубок.



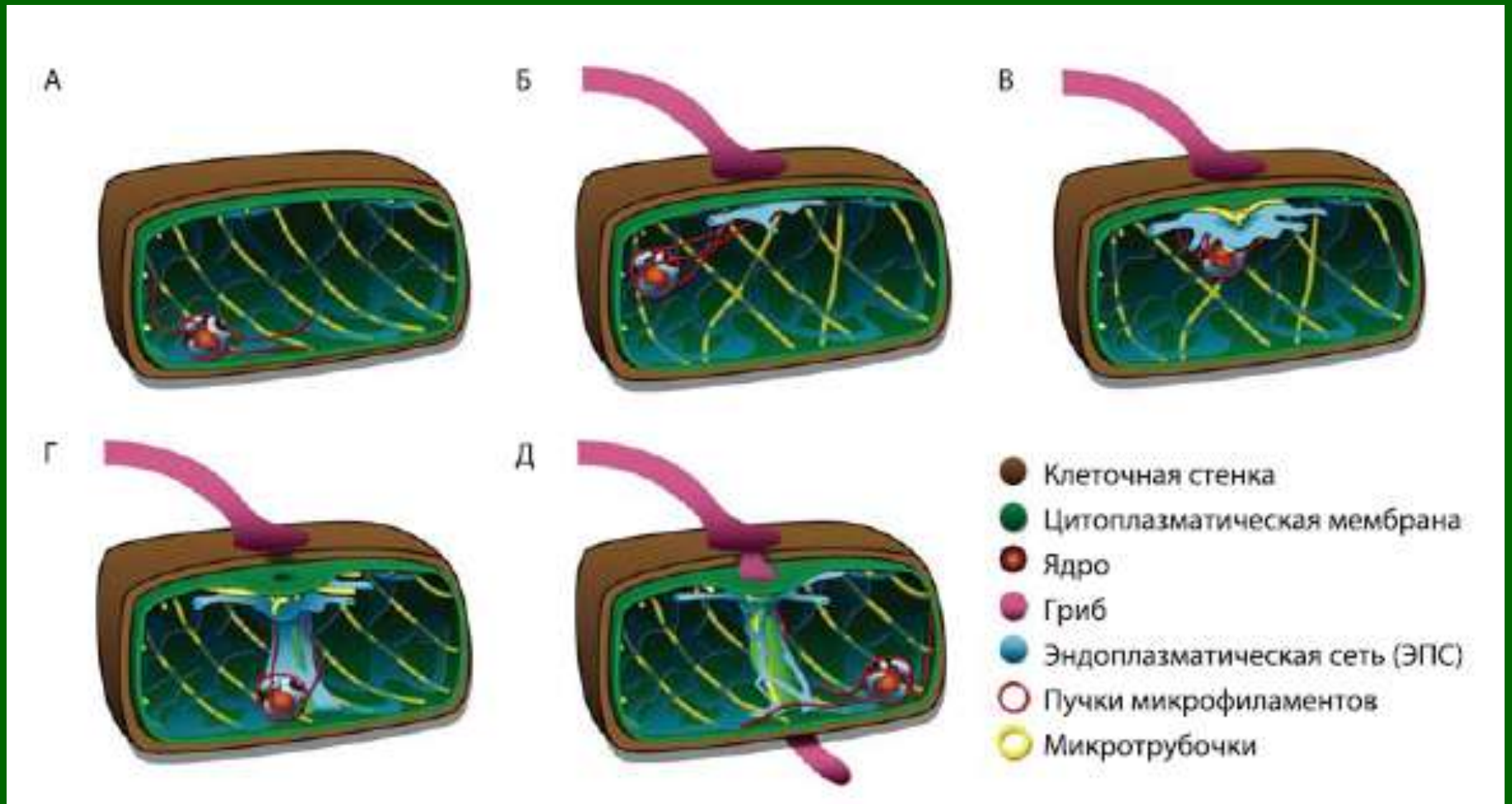
- Клетки растения образуют **PPA** - аппарат, предшествующий проникновению.
- Гифа гриба, развивающаяся от аппрессория, входит в PPA, который проводит гифу через клетки корня к коре. Здесь гриб выходит из клетки и входит в апопласт, гифы ветвятся и растут вдоль оси корня. Эти гифы индуцируют возникновение **PPA-подобных структур** в клетках коры, проникают в клетки и образуют арбускулы. Затем апопластно развиваются везикулы и (на внешней мицелии) споры.

Подготовка растительной клетки к проникновению АМ гриба



- (А) Клетка растения до контакта с грибным партнером. Ядро в периферическом положении.
- (Б) Образование аппрессориев на поверхности клетки приводит к серьезным изменениям в расположении микротрубочек, пучков микрофиламентов и ЭПС, с чем связано движение ядра к поверхности аппрессория.

Подготовка растительной клетки к проникновению АМ гриба



(В, Г) Образование временного АПП в цитоплазматической столбчатой структуре и последующая миграция ядра через клетку.

(Д) АМ гифа проникает через клеточную стенку и проходит сквозь клетку в апопласте, образованном столбчатой структурой.

Взгляды на природу микоризного симбиоза

«По мере накопления знания, мы периодически выявляем факты, не ложащиеся ни на какую «полочку». Это может значить, что, возможно, изначальное расположение наших «полочек» неправильно, и должно приводить нас к внимательному анализу накопленных данных»
(*Gleason, 1926*)



**СТАСИБО
ЗА
ВНИМАНИЕ!**

